S-E.S. Lyon
QL
538
.V25

HARVARD UNIVERSITY

VE RI TAS

LIBRARY

OF THE

MUSEUM OF COMPARATIVE ZOÖLOGY

GIFT OF

Harvard College
Library

Cobb

MUS. COMP. ZOOL
LIBRARY.
MAR 26 1964
HARVARD
UNIVERSITY.

ANNALES DE L'UNIVERSITÉ DE LYON
NOUVELLE SÉRIE
I. *Sciences, Médecine.* — Fascicule 9.

CONTRIBUTIONS A L'ÉTUDE DES LARVES ET DES MÉTAMORPHOSES DES DIPTÈRES

PAR

C. VANEY
Docteur ès Sciences.
Agrégé des Sciences naturelles,
Chef des travaux de Zoologie à l'Université de Lyon.

LYON
A. REY, IMPRIMEUR-ÉDITEUR
Rue Gentil, 4

PARIS
LIBRAIRIE J.-B. BAILLIÈRE et FILS
19, Rue Hautefeuille

1902

ANNALES DE L'UNIVERSITÉ DE LYON

— Première Série : 40 fascicules. —

EN VENTE

A LYON	A PARIS
Alexandre REY, Imprimeur-Éditeur	**Chez les Libraires spéciaux**
4, RUE GENTIL	SUIVANTS

Librairie Arthur ROUSSEAU, 14, rue Soufflot.

Histoire de la Compensation en droit Romain, par C. APPLETON, professeur à la Faculté de droit. *(Fasc. 21)* . . 7 fr. 50

Caractères généraux de la loi de 1884 sur les Syndicats professionnels; justification de cette loi; réformes possibles. Etude de législation industrielle, par R. GONNARD, docteur en droit, licencié ès lettres, secrétaire à la Société d'Economie Politique, avec une Préface de M. P. PIC, professeur à la Faculté de Droit. *(Fasc. 36)* . 3 fr

Librairie Félix ALCAN, 108, boulevard Saint-Germain.

Lettres intimes de J.-M. Alberoni adressées au comte I. Rocca, ministre des finances du duc de Parme, et publiées d'après le manuscrit du collège de S. Lazaro Alberoni, par Emile BOURGEOIS, maître de conférences à l'École Normale, avec un portrait et deux fac-simile. *(Fasc. 8)* 10 fr.

Essai critique sur l'hypothèse des atomes dans la science contemporaine, par Arthur HANNEQUIN, professeur à la Faculté des Lettres *(Fasc. 14)* . . . . 7 fr. 50

Saint Ambroise et la morale chrétienne au IVe siècle, par Raymond THAMIN, ancien maître de conférences à la Faculté des Lettres de Lyon, professeur au lycée Condorcet. *(Fasc 15)* . . . . . 7 fr. 50

La République des Provinces-Unies, la France et les Pays-Bas espagnols de 1630 à 1650, par A. WADDINGTON, professeur à la Faculté des Lettres.

Tome I (1630-42). 1 vol. *(Fasc. 18)*. 6 fr.

Tome II (1642-50) avec deux portraits et une carte. 1 vol. *(Fasc. 31)* . . . . 6 fr.

Le Vivarais. Essai de Géographie régionale, par Louis BOURDIN, licencié ès lettres, diplômé d'Etudes supérieures d'Histoire et de Géographie, avec 20 gravures et 2 graphiques dans le texte *(Fasc. 37)* 6 fr.

Librairie Alphonse PICARD et Fils, 82, rue Bonaparte.

La doctrine de Malherbe d'après son commentaire sur Desportes, par Ferdinand BRUNOT, maître de conférences à la Faculté des Lettres de l'Université de Paris, avec 5 pl. hors texte. *(Fasc. 1er)*. 10 fr.

Le Fondateur de Lyon, Histoire de L. Munatius Plancus, par M. JULLIEN, professeur à la Faculté des Lettres, avec une planche hors texte. *(Fasc. 9)* . . . . 5 fr.

La Jeunesse de William Wordsworth (1770-1798). **Etude sur le « Prélude »,** par Emile LEGOUIS, professeur à la Faculté des Lettres. *(Fasc. 22)*. . . . . 7 fr. 50

Librairie Ernest LEROUX, 28, rue Bonaparte.

Phonétique historique et comparée du sanscrit et du zend, par P. REGNAUD, profes. à la Faculté des Lettres *(Fasc. 19)* 5 fr

L'évolution d'un Mythe. Açvins et Dioscures, par Charles RENEL, maître de conférences à la Faculté des Lettres de Besançon. *(Fasc. 24)* . . . . . 6 fr.

Études védiques et post-védiques, par Paul REGNAUD, professeur de sanscrit et de grammaire comparée à l'Université de Lyon. *(Fasc. 38)*. . . . . 7 fr. 50

Bhāratīya-Nātya-Çāstram, Traité de Bharata sur le théâtre, texte sanscrit, avec les variantes tirées de quatre manuscrits, une table analytique et des notes par Joanny GROSSET, ancien boursier d'études près la Faculté des Lettres. *(Fasc. 40)*. . 15 fr.

Librairie GAUTHIER-VILLARS, 55, quai des Grands-Augustins.

Sur la théorie des équations différentielles du premier ordre et du premier degré, par Léon AUTONNE, ingénieur des Ponts et Chaussées, chargé de cours à la Faculté des Sciences. *(Fasc 6)* . . . . . 9 fr.

Recherches sur l'équation personnelle dans les observations astronomiques de passages, par F. GONNESSIAT, aide-Astronome à l'Observatoire, chargé d'un Cours complémentaire à la Faculté des Sciences. *(Fasc. 7)*. . . . . 5 fr.

Recherches sur quelques dérivés surchlorés du phénol et du benzène, par Etienne BARRAL, professeur agrégé à la Faculté de médecine *(Fasc. 17)* . . . . 5 fr.

CONTRIBUTIONS A L'ÉTUDE

DES LARVES ET DES MÉTAMORPHOSES

DES DIPTÈRES

Lyon. — A. REY, Imprimeur de l'Université, 4, rue Gentil. — 28352

Exemplaire N° 12

HARVARD
UNIVERSITY
LIBRARY.

ANNALES DE L'UNIVERSITÉ DE LYON
NOUVELLE SÉRIE
I. *Sciences, Médecine.* — Fascicule 9.

CONTRIBUTIONS A L'ÉTUDE DES LARVES ET DES MÉTAMORPHOSES DES DIPTÈRES

PAR

C. VANEY
Docteur ès Sciences.
Agrégé des Sciences naturelles,
Chef des travaux de Zoologie à l'Université de Lyon.

LYON
A. REY, IMPRIMEUR-ÉDITEUR
Rue Gentil, 4

PARIS
LIBRAIRIE J.-B. BAILLIÈRE et FILS
19, Rue Hautefeuille

1902

Z 57.7.V1

QL
538
V2.5

HARVARD COLLEGE LIBRARY
AUG 8 1902
CAMBRIDGE, MASS.

By exchange

MUS. COMP. ZOOL
LIBRARY
1904
HARVARD
UNIVERSITY.

W. Denes transf.

INTRODUCTION

En commençant ce travail, j'avais surtout pour but l'étude des larves de Diptères. Bien que quelques bonnes monographies de quelques genres aient été faites, aucun travail général sur leur anatomie comparée n'a encore paru. J'ai réuni sur ce sujet de nombreux matériaux dont l'ensemble sera publié ultérieurement ; quelques particularités sont dès maintenant signalées dans ce mémoire, au début de chaque chapitre.

J'étais déjà bien familiarisé avec les larves de Diptères, lorsque des mémoires récents sur les métamorphoses des Insectes mirent de nouveau en question l'importance du rôle de la phagocytose dans ces phénomènes. J'entrepris alors d'examiner les métamorphoses chez les Diptères d'une façon comparée, en prenant un certain nombre de types différents. Jusqu'à présent, les Muscides seuls avaient été bien examinés à ce point de vue. J'ai étudié les phénomènes d'histolyse durant le développement post-embryonnaire des Œstrides, des Chironomides et de quelques autres Orthoraphes, et plus récemment dans les métamorphoses de certains Trématodes. C'est l'ensemble de ces observations que je présente aujourd'hui.

Après un chapitre général concernant les larves et les pupes de Diptères, j'étudie les disques imaginaux ; je traite ensuite les modifications internes en les étudiant organe par organe. Pour chaque organe, lorsque j'ai des particularités à signaler pour la larve et l'adulte, je subdivise le chapitre en trois paragraphes : l'un traitant des particularités de l'organe chez la larve, l'autre de ses modifications durant les métamorphoses (histolyse et histogenèse), et le troisième signalant les particularités de l'organe chez l'adulte. Après chaque chapitre se trouve un résumé de mes observations. Au début de chaque paragraphe, j'indique dans un historique les travaux antérieurs, en m'occupant surtout de ceux concernant les Diptères.

Me basant sur les faits observés dans les modifications internes, j'ai traité dans deux chapitres généraux les deux questions suivantes : 1° Quel est le rôle de la phagocytose durant les métamorphoses ? et, 2° la spécificité des feuillets embryonnaires se maintient-elle durant la métamorphose des Diptères ?

Bien des points restent encore à résoudre, concernant soit l'anatomie des larves des Diptères, soit leurs métamorphoses ; mon mémoire n'a qu'ébauché certaines questions que je reprendrai dans la suite.

Ce travail a été fait au Laboratoire de Zoologie de la Faculté des sciences de Lyon, où mon maître, M. R. Kœhler, après avoir guidé mes premières études zoologiques, m'a toujours témoigné une grande bienveillance. Il fut le premier à m'indiquer les larves de Diptères comme sujet d'étude, et n'a cessé, depuis, de s'intéresser à mes travaux. Je le prie de vouloir bien recevoir ici l'expression de ma profonde reconnaissance.

Je tiens aussi à exprimer ma gratitude à M. M. Caullery, aujourd'hui professeur à la Faculté des sciences de Marseille, et à M. G. Darboux, qui lui a succédé comme maître de conférences à la Faculté des sciences de Lyon ; ils ont suivi mes recherches et contrôlé mes résultats par l'étude de mes préparations.

M. Giard, membre de l'Institut, n'a cessé de me témoigner l'intérêt qu'il portait à mes recherches. Je le remercie bien vivement des nombreux conseils qu'il m'a prodigués et des indications bibliographiques qu'il m'a fournies.

M. Henneguy, professeur au Collège de France, a examiné, lors du Congrès des Anatomistes à Lyon, quelques-unes de mes préparations. Il a bien voulu, à la suite de cet examen, m'autoriser à dire qu'il jugeait bien fondée mon opinion sur le rôle de la phagocytose dans les métamorphoses.

Je n'oublierai pas dans mes remerciements mon camarade A. Conte, dont l'amitié fraternelle a permis, en plus d'une circonstance, de collaborer fructueusement, et mon collègue Massonnat, qui m'a aidé dans la bibliographie.

HARVARD
MEDICAL SCHOOL
LIBRARY

CONTRIBUTIONS A L'ÉTUDE

DES LARVES ET DES MÉTAMORPHOSES DES DIPTÈRES

GÉNÉRALITÉS SUR LES LARVES DE DIPTÈRES

ET LEURS DIFFÉRENTS MODES DE PUPATION

Léon Dufour (39), étudiant les métamorphoses des Diptères fongivores, divise leurs larves en deux groupes principaux, présentant des caractères bien tranchés, faciles à constater et déjà aperçus par Réaumur :

Les unes, larves céphalées, ont une tête proprement dite ;

Les autres, larves acéphalées, en sont privées.

Dufour (39) complète cette classification en établissant le tableau suivant :

Larves apodes fongivores	Céphalées (Tipulaires)	Antennées, g. Macrocère.	
		Non antennées	Oculées, g. Mycétophile, Cordyle.
			Non oculées, g. Sciare.
	Acéphalées (Muscides)	Conico-cylindriques	Glabres inermes, g.g. Sapromyze, Hélomize.
			Spinulcuses, g. Phore.
		Ovalaires déprimées	A soies frangées, g. Anthomye.
			A piquants simples.

Plus tard, Léon Dufour désigne les larves céphalées non oculées sous le nom d'hémicéphalées : leur tête étant en grande partie enfoncée dans les segments thoraciques. Nous pouvons adopter, d'après ces vues, trois divisions chez les larves de Diptères :

1° Les larves eucéphales ;
2° Les larves hémicéphales ;
3° Les larves acéphales.

Les larves acéphales se trouvent chez tous les *Muscides* et les *Syrphides*. Leur tête est très peu développée, membraneuse et pourvue généralement de deux crochets commes pièces buccales. Elles vivent en général dans les débris de matières végétales et animales. Quelques-unes sont parasites, comme par exemple les larves de *Tachinaires* vivant dans le corps de chenilles et d'Orthoptères; les larves d'*Œstridés*, vivant, soit comme le *Gastrophilus equi*, dans l'estomac du cheval, soit, comme les genres *Hypoderma* et *Cuterebra*, sous la peau des Ruminants.

Les larves eucéphales ont une tête cornée, bien distincte des autres segments. Sur cette tête se trouvent généralement des organes des sens : ocelles, antennes. Elles sont presque toujours aquatiques, subissant toutes leurs métamorphoses dans l'eau. C'est à ce groupe qu'appartiennent les larves des *Culicides*, des *Chironomes* et la larve si transparente du genre *Corethra*.

Les larves hémicéphales ou semicéphales ont une tête à revêtement dur, corné, dépourvue d'antennes et en partie enfoncée dans les segments thoraciques. Ces larves vivent en général dans les endroits humides, sur les rives des cours d'eau et des étangs. Les larves des *Stratiomydes*, des *Tabanides* et des *Tipulides* appartiennent à cette division ; au moment de leurs métamorphoses, elles s'enfoncent généralement dans le sol humide et y subissent leurs transformations.

Meinert (86) a montré qu'il n'y a aucune connexion nécessaire entre le grand développement de la tête chez les larves eucéphales et le milieu où elles vivent ; d'une part, en effet, beaucoup d'entre elles, comme dans la plupart des espèces du genre *Ceratopogon* et toutes les innombrables *Mycétophiles*, vivent à terre (sous de l'écorce, dans des champignons, etc.), mais, d'autre part, des larves hémicéphales et même acéphales sont aqua-

tiques comme la larve acéphale à queue de rat de l'*Eristalis*.

Brauer (83) établit une classification des Diptères en se basant sur les différences très grandes présentées par les larves. Dans son mémoire, il donne la diagnose d'un grand nombre de ces larves, et, en même temps, une bibliographie complète sur le même sujet jusqu'en 1881. C'est l'ouvrage fondamental pour l'étude des larves de Diptères.

Le mémoire de Meinert (86) *De eucephale Myggelarver*, *Natural History of aquatic Insects* de Miall (95) et *Harlequin Fly* de Miall et Hammond (00) fournissent d'utiles renseignements sur les larves aquatiques.

Hart (95), dans l'*Entomology of the Illinois-River*, donne une bonne monographie des larves des *Stratiomydes* et des *Tabanides* avec des clefs dichomotiques permettant d'en déterminer l'espèce.

Marchal (96) et Kieffer (01), dans leurs études sur les *Cécidomyides* fournissent de très utiles renseignements sur les larves de ces Diptères.

Osten Sacken (95) et Miall (95), dans les *Transactions Entom. Soc. de Londres*, font une récapitulation des données sur les larves des *Psychodides*.

Quelques-uns de ces ouvrages (Meinert, Marchal, Kieffer, etc.), outre des données sur le développement et les caractères extérieurs des larves de Diptères, nous fournissent des détails sur leur organisation interne. D'ailleurs, depuis les belles recherches de Léon Dufour, de nombreuses monographies de quelques larves de Diptères ont été publiées ; pour ne citer que les plus importantes, auxquelles on est obligé d'avoir fréquemment recours dans toute étude histologique des larves de Diptères, je rappellerai :

Celle du genre *Ctenophora*, par Weyenbergh (72) ; de *Corethra*, par Leydig (51), et Weismann (66) ; de *Culex*, par Raschke (87) et Hurst (91) ; des *Muscides*, par Weismann (64), Kowalevsky (87), Rees (89), Lowne (92) ; de *Gastrophilus*, par Schröder (45) et Scheiber (60-62) ; d'*Eristalis*, par Batelli (79) ;

des *Cécidomyides*, par Marchal (96) et Kieffer (01) ; des *Chironomides*, par Miall et Hammond (00) ; de *Thrixion Halidayanum*, du groupe des Tachinaires, par Pantel (98) ; de *Microdon*, par Hecht (99) ; de *Phalacrocera*, par Bengtsonn (97), de *Blepharocera*, par Kellog ; de *Melophagus*, par Pratt (93), etc.

Les larves de Diptères ont déjà été l'objet de très nombreuses études anatomiques partielles. Leur bibliographie, sur laquelle nous n'insisterons pas, se trouve dans quelques-unes des monographies récentes, et nous la rappellerons partiellement au sujet des particularités que nous avons découvertes chez quelques larves.

L'étude des larves de Diptères et de leurs métamorphoses a fourni, depuis les travaux de Brauer, un grand nombre de caractères servant à la classification de ces Insectes.

Tandis que les larves sont assez variées, les nymphes se ramènent toutes à deux groupes déjà signalés par Réaumur.

Chez les Muscides et toutes les formes à larves acéphales, la nymphe s'entoure d'une coque dure provenant de la dernière dépouille larvaire qui s'est fortement chitinisée, et c'est à l'intérieur de cette enveloppe (Tönnchen, puparium) que se trouve la nymphe avec ses membres et ses ailes emmaillotés.

Chez les Diptères à larves eucéphales, l'enveloppe pupale est mince ; la nymphe apparaît extérieurement avec les appendices repliés ; souvent ces nymphes sont mobiles.

La sortie de l'imago de ces nymphes diffère aussi dans les deux cas :

Chez les Muscides, sous la poussée de la vésicule frontale de l'imago, un opercule se détache de la région antérieure du puparium et laisse une ouverture circulaire par laquelle la mouche s'échappera.

Chez les Diptères à larves eucéphales (Culex, Chironomes, etc.), sur la région dorsale du thorax de l'enveloppe nymphale se produit une fente en T.

C'est en se basant sur ces caractères que Brauer (83) et Schiner (64) établirent les deux grandes divisions des Diptères :

Diptères *Cyclorhapha* dont les larves sont acéphales, et Diptères *Orthorhapha*, dont les larves sont eucéphales ou hémicéphales.

Les *Stratiomydes* qui, dans la classification de Latreille, étaient, comme Brachycères, voisins des *Muscides*, sont aujourd'hui rapprochés des Némocères. D'ailleurs, ces *Stratiomydes* au point de vue de leurs métamorphoses semblent être intermédiaires entre les *Cyclorhapha* et les *Orthorhapha*.

Au moment de la métamorphose, la larve du *Stratiomys* devient rigide, la peau se durcit; les derniers segments se tordent, et si l'on ouvre à ce moment une telle larve, on voit que l'animal a changé de forme : il a l'allure d'une nymphe et est entouré dans un cocon soyeux provenant de la sécrétion des glandes salivaires ; il occupe seulement la partie antérieure de la cavité limitée par le tégument larvaire.

Cette grande rétraction du corps de *Stratiomys* dans la pupe est remarquable et, comme le dit Miall (95), la place intermédiaire des Stratiomydes est d'un intérêt spécial, surtout quand on examine ses transformations, car « It is the simplest in structure and life-history and the most like a Nemoceran of all the Diptera which retain the larval skin at the outermost covering of the pupa », et l'imago s'échappe de l'enveloppe nymphale à la manière des Némocères par une fente longitudinale et une fissure transversale.

D'autres termes de passage des *Orthoraphes* aux *Cycloraphes* nous sont offerts par les *Cécidomyides*. Ceux-ci, d'après Marchal (96), ont deux modes de pupation principaux :

A. Tantôt, comme chez les *Muscides*, la nymphose s'opère à l'intérieur d'une dépouille larvaire qui est ici l'avant-dernière mue larvaire. A l'intérieur de cette case pupale se trouve une larve différente de la larve du stade précédent par la spatule sternale; c'est une période d'enkystement dans le puparium, correspondant à l'hypnodie de Kunckel.

a) Ou la case pupale est formée par l'avant-dernière mue larvaire *(Diplosis tritici)*.

b) Ou bien la larve double la paroi interne de cette case d'une tunique soyeuse qu'elle tisse à son intérieur..... *Cecidomyia destructor*, *C. avenæ*.

La case pupale de structure mixte établit le passage au mode de pupation suivant :

B. La larve ne se rétracte pas à l'intérieur d'une de ses dépouilles larvaires, elle se contente de tisser un cocon soyeux dont la structure est tout à fait semblable au revêtement interne de la case pupale de *C. destructor*, mais qui est beaucoup plus épais et qui n'est enfermé dans aucune autre enveloppe externe. *Cecidomyia ericæ scopariæ*.

Par le mode de sortie de l'imago, presque toutes les *Cecidomyides* se rattachent aux *Orthorhapha* ; dans le genre *Mayetiola*, on a une transition vers les *Cyclorhapha*.

Dans les exemples précédents, nous voyons donc des *Orthorhapha* s'entourer d'une coque soyeuse ou s'enfermer dans une enveloppe pupale qu'ils doublent souvent avec la sécrétion de leurs glandes salivaires.

Chez les *Mycétophiles*, L. Dufour signale la présence chez les pupes, d'une coque soyeuse ; chez les Simulies, j'ai pu assister à la formation d'un cornet soyeux à l'aide de glandes salivaires. Je ne comprends pas que, dans son récent mémoire, Vallé (oo) dise :

« Chez les larves céphalées aussi bien que chez les acéphalées que j'ai étudiées, jamais je n'ai observé la formation de cocons ; d'ailleurs je ne crois pas qu'aucun organe interne soit propre à cette fonction ou puisse même en remplir le rôle momentanément. »

Observations. — Dans ce chapitre je m'occuperai spécialement des métamorphoses de la *Simulia*, du *Gastrophilus* et de quelques anomalies constatées durant la nymphose de la *Psychoda sexpunctata* Curt.

Simulia. — Les larves de Simulie ne se trouvent que dans des eaux très courantes. Ces larves ont des glandes sali-

vaires très développées dont le produit de sécrétion est une bave sortant sous la forme d'un filament qui, fixé en un point, peut servir à la larve à se maintenir dans le courant. Au moment de la nymphose, la larve se construit, à l'aide de cette bave, un cornet entourant toute sa région postérieure et formé par un véritable treillis, entre les mailles duquel se trouvent fréquemment des substances étrangères.

Ce cocon ne paraît pas être construit en une seule fois, car on ne voit plus de bave chez des larves qui ont filé un cornet très incomplet. A ce moment, d'ailleurs, la larve n'a subi aucune modification externe, la tête est encore solidement fixée au reste du corps.

Le cocon achevé forme un cornet entourant tout le corps de la larve, sauf la région céphalique. Les houppes trachéennes thoraciques s'épanouissent par l'ouverture supérieure de ce cornet en même temps que les pièces buccales et le revêtement chitineux de la tête sont rejetés et forment souvent une sorte d'opercule incomplet.

Entre les houppes trachéennes, la tête de l'imago apparaît avec ses deux gros yeux composés qui, au début, forment deux grosses taches rougeâtres. La nymphe n'adhère au cornet que par sa région postérieure.

Nous avons recherché la nature de la bave de la *Simulie*. Sous l'action de l'acide sulfurique, soit chaud et étendu, soit concentré et froid, le cocon ne se dissout pas. L'acide chlorhydrique concentré le rend friable et le dissout en partie ; la potasse, soit à froid, soit à 40 degrés, ne le dissout qu'incomplètement ; l'ammoniaque concentré et froid n'a aucune action, quant à la liqueur cupro-ammoniacale (liquide de Schwetzer), elle dissout cette bave au bout de trois jours.

La substance de la bave de la *Simulie* rappelle par quelques-unes de ses propriétés la chitine et, par d'autres, la fibroïne, mais sans être formée exclusivement de l'une ou de l'autre de ces substances

Les genres *Simulia* et *Chironomus* m'ont surtout servi

comme types d'*Orthorhapha* pour étudier les phénomènes internes durant les métamorphoses ; le genre *Gastrophilus* sera surtout le type choisi de *Cyclorhapha*.

Gastrophilus. — Le cycle évolutif du *Gastrophilus equi*, Fabr. est maintenant bien établi.

Les œufs sont fixés par la femelle aux poils des chevaux. Au bout d'une vingtaine de jours, la larve s'échappe de l'œuf en soulevant un opercule [Joly (46)].

D'après Joly, la larvule qui vient d'éclore est blanche, transparente, presque fusiforme, très allongée et est formée de treize segments ; d'après un travail récent de Guyot (01) cette première larve ne compte que douze segments.

Cette larvule est absorbée par le cheval, se fixe à la paroi stomacale par ses deux crochets antérieurs et, à partir de ce moment, commence sa vie parasitaire. Dès qu'elle aura pénétré dans l'estomac, non seulement sa forme, mais sa couleur elle-même subiront des changements très remarquables. En effet, de blanche qu'elle était, nous la verrons d'abord devenir d'un rouge groseille assez foncé ; plus tard, cette teinte s'affaiblira et passera au jaune rougeâtre ou au rouge chair, surtout dans la région postérieure du corps [Joly (46)].

Vers le mois de juin, juillet, les larves ont environ 2 centimètres, elles ont atteint leur complet développement. Elles se détachent de la paroi stomacale, sont entraînées dans l'intestin et rejetées avec les excréments ; d'après Numan (00), c'est surtout la nuit ou vers le matin qu'elles sont évacuées. Elles s'enfoncent dans la terre meuble et y subissent leurs métamorphoses.

Les nymphes observées par Réaumur, Joly, Brauer (63) avaient été toujours recueillies dans ces conditions ; aussi, malgré de nombreuses recherches, ne pouvaient-ils s'en procurer qu'un nombre très restreint d'exemplaires. Pour une étude des phénomènes internes de la métamorphose, il fallait trouver un moyen pour avoir à sa disposition un grand nombre de ces pupes à différents états de développement. Au début, après des recherches peu fructueuses dans les excréments et dans les

intestins de chevaux abattus, j'avais essayé de faire vivre des larves, presque complètement développées, à la température de 40 degrés dans un sérum artificiel ; au bout d'une quinzaine de jours, toutes ces larves étaient mortes. Finalement, après de nombreuses tentatives, je me suis procuré des pupes et des imagos de la façon suivante :

Au mois de juin, juillet, je prends, dans les estomacs de chevaux parasités, les larves de grande taille, et je les place sur de la terre humide recouverte de crottin. Parmi ces larves, un grand nombre sont sur le point de se transformer, et souvent, dès le lendemain, elles subissent leurs métamorphoses ; tandis que les autres, après avoir vécu quelque temps, ne tardent pas à mourir. C'est durant la fin juin et le commencement de juillet que j'ai obtenu le plus de pupes permettant d'avoir des adultes mâles et femelles.

Au début de la pupation, les stigmates postérieurs se rétractent, la coloration générale du tégument devient jaunâtre, la tête reste mobile mais les mandibules sont plus ou moins rétractées. Puis la région postérieure du corps brunit à partir des stigmates postérieurs jusque sur les quatre derniers segments, la tête est encore bien distincte, mais n'est plus mobile. Le brunissement du tégument s'étend de plus en plus d'arrière en avant et devient bientôt complet ; la région de la tête se modifie et les stigmates antérieurs font saillie. Le tégument devient de plus en plus opaque, noirâtre et se plisse surtout dans la région postérieure ; il se détache alors facilement du corps de la pupe.

Quant aux modifications du corps de la nymphe, Réaumur en parle ainsi dans ses *Mémoires*, t. IV, p. 295.

« J'ouvris des coques de ces vers de cheval plus de huit jours après qu'ils se furent transformés, les parties intérieures avaient de la consistance ; je parvins aussi à dégager chaque insecte de sa coque, à l'en tirer entièrement. Sur cet insecte que je n'avais aucunement blessé, qui était bien entier, je ne pus voir ni jambes, ni ailes, ni aucune des parties propres aux

nymphes ; il n'était alors qu'une masse de chair blanche assez informe; il n'avait que la figure d'une boule allongée. Cette masse, qui ne semblait pas avoir vie, était cependant ce ver capable d'allongements et de raccourcissements, capable de divers mouvements, et cette masse si peu façonnée serait devenue une nymphe sur laquelle toutes les parties extérieures d'une mouche auraient été très reconnaissables. Le ver s'était donc transformé dans une boule allongée avant que de se métamorphoser en nymphe. Tous les vers de cette espèce doivent passer par cette métamorphose et probablement tous les vers de la classe de ceux qui se font une coque de leur peau, doivent la subir. Nous donnerons aussi à cette première métamorphose le nom de métamorphose en boule allongée ou en sphéroïde ou en ellipsoïde. »

Et, à la page 300 et 301, il montre, après une étude journalière de pupes de mouche de viande, que les organes de la nymphe qui apparaissent progressivement, contre l'apparence, ne se formaient pas lentement, mais étaient déjà formés. Et, dans la région antérieure, il décrit très exactement une cavité au fond de laquelle seraient invaginés les organes de l'adulte : par compression, il fait saillir de cette cavité : les yeux, les antennes, la trompe et « ceux-ci étaient aussi visibles qu'on pouvait le souhaiter ». Il a fait de même saillir de la paroi de cette pronymphe les jambes et les ailes. Réaumur fait alors remarquer que : « les parties les plus essentielles à la nymphe et à la mouche et celles dont nous sommes le plus frappés, comme la tête, les ailes, les jambes, etc., sont donc logées dans la cavité du corps du ver qui n'a encore subi que sa première transformation ; elles y sont chacune avec leur enveloppe, car elles en sortent avec ces enveloppes ».

J'ai pu constater ces mêmes faits chez *Gastrophilus*. Il suffit de prendre une de ces nymphes en boule, ou pronymphe, et d'appuyer sur la région abdominale pour faire saillir la tête dans la région antérieure et un peu plus en arrière les membres et les ailes.

Ainsi Réaumur indiquait et démontrait que, chez les larves acéphales au début de la pupation, l'on retrouve les organes de l'adulte. D'où proviennent-ils? C'est ce que nous verrons dans le chapitre suivant en nous occupant des disques imaginaux.

La durée de la nymphose du *Gastrophilus*, comme l'avaient d'ailleurs constaté les précédents auteurs, est de trente à quarante jours. Au bout de ce temps, il apparaît une vésicule frontale qui semble provenir d'une double ébauche et se développe en avant de la tête en une sorte de museau. Souvent toute la tête, à ce moment, s'enfle en une sphère transparente.

Sous la pression exercée par l'extension de la vésicule frontale, la moitié supérieure des anneaux antérieurs cède jusqu'au niveau du quatrième et forme un opercule en demi-calotte ne renfermant jamais les stigmates antérieurs.

L'insecte fait quelques efforts pour sortir et conserve pendant quelque temps sa vésicule frontale, celle-ci se resserre et la tête prend son aspect normal. Enfin les ailes se déplissent et l'adulte s'envole en faisant vibrer fortement ses ailes.

Il reste alors une coque dans laquelle se trouvent les pièces cornées du pharynx présentant en avant les mandibules fortement incrustées dans l'enveloppe chitineuse ; en arrière, les plaques stigmatiques avec les intima des troncs trachéens, sur les côtés de la région abdominale l'intima des troncs stigmatiques et, en avant, les stigmates antérieurs se prolongent dans la pupe par des tubes chitineux. Le tout est recouvert par l'enveloppe nymphale membraneuse.

Quelquefois les pupes du *Gastrophilus* ne présentent pas leurs cornes antérieures en saillie sur la coque ; ce sont les seules anomalies que nous ayons constatées chez ce Diptère, mais chez la *Psychoda sexpunctata*, j'ai pu accidentellement être témoin de deux anomalies de la pupe.

Anomalies de pupes de la Psychoda. — Dans un premier exemplaire, j'ai constaté successivement deux enveloppes

pupales, très peu différentes l'une de l'autre. La nymphe était déjà bien formée et recouverte de sa membrane nymphale définitive quand elle est sortie de sa première enveloppe.

Dans un deuxième exemplaire, l'enveloppe nymphale était incomplète et ne s'était formée que dans la région antérieure du corps. Dans la région abdominale, qui était restée transparente, je n'ai pu constater des modifications internes que dans les troncs trachéens et dans la portion génitale.

Résumé. — 1° La substance de la bave de la *Simulie* rappelle par quelques-unes de ses propriétés la chitine et par d'autres la fibroïne, mais sans être constituée exclusivement de l'une ou l'autre de ces substances ;

2° Les larves du *Gastrophilus*, prises aux mois de juin, juillet dans des estomacs de chevaux et placées sur de la terre humide, continuent généralement à se développer et m'ont fourni des pupes à différents stades et des imagos. J'ai indiqué en détail les différentes modifications subies durant la pupation : durcissement de l'enveloppe, rétraction des stigmates postérieurs et des mandibules, sortie des stigmates antérieurs, stade pronymphe, etc. ;

3° J'ai constaté chez des *Psychoda sexpunctata* Curt, deux nymphes anormales, l'une à deux enveloppes pupales et l'autre à enveloppe incomplète formée seulement dans la région antérieure du corps.

DISQUES IMAGINAUX

Historique. — Dans le précédent chapitre on a vu, qu'au début de la nymphose, au stade de pronymphe (nymphe en boule allongée de Réaumur), les organes de l'adulte étaient déjà formés à l'intérieur du corps de la pupe. Ceux-ci proviennent du développement d'organes initiaux spécialisés, appelés depuis longtemps les disques imaginaux.

Swammerdam (1737-38) fut le premier observateur qui remarqua que les appendices thoraciques des Insectes les plus élevés et la tête chez quelques-uns de ceux-ci étaient déjà présents chez la larve ; ainsi chez les larves de *Culex*, d'*Apis* et de *Pieris* les rudiments des pattes et des ailes apparaissent déjà sous le tégument.

Lyonnet (1760), Hérold (1825), Burmeister (1835) font dériver les ailes de l'adulte d'organes apparaissant déjà chez la larve. Dufour, observant ces mêmes organes, les désigne comme des *corps ganglionoïdes* et Scheiber (62), dans la larve de *Gastrophilus equi* les considère comme des *ganglions trachéens*.

Les travaux classiques de Weismann (63, 64, 66) sur les métamorphoses des Diptères précisèrent le rôle des disques imaginaux et servirent de documents fondamentaux au sujet des métamorphoses des Insectes.

Il trouva que les larves des Diptères, qui sont apodes et même celles des Muscides qui sont acéphales, contiennent, dans le thorax, six paires de corps en forme de disques.

Chez la Simulia, que Weismann (63) étudia en premier lieu, ces disques sont près du tégument. Dans chaque segment thoracique il en existe 2 paires : l'une dorsale, l'autre ventrale. Ces organes sont tous en relation avec des nerfs et des trachées.

Tous ces disques sont sans fonction durant la vie larvaire et c'est seulement au cours de la métamorphose qu'ils se developpent en certains organes de l'imago, d'où le nom de disques imaginaux (Imaginalscheiben) sous lequel il les désigne. Les trois paires ventrales donnent les membres; quant aux paires dorsales, la métathoracique donne les balanciers, la mésothoracique les ailes et la paire prothoracique les houppes trachéennes.

Il retrouve des faits identiques chez le *Chironomus* et la *Corethra* qui sont, eux aussi, des Diptères nématocères à larves eucéphales.

Chez la *Corethra*, la région céphalique de la larve passe sans aucune modification chez l'adulte : les yeux composés de la larve donnent ceux de l'imago ; à la base des antennes et des pièces buccales larvaires se forment les organes correspondant de l'adulte. Dans la région thoracique de la larve, les disques imaginaux sont des invaginations de l'hypoderme.

Dans le genre *Musca*, où la larve est acéphale, les conditions sont beaucoup plus compliquées. Les 6 paires de disques sont bien présentes, mais ceux-ci sont placés très profondément dans le corps de la larve et n'ont de relations qu'avec les nerfs et les trachées. De plus, en avant du thorax, et directement appliqués sur les ganglions cérébroïdes, se trouvent une paire de disques qui, en se développant, donnent naissance à la tête de l'imago, d'où leur nom de disques céphaliques. Weismann remarque qu'une grande partie du corps larvaire subit, au cours de la metamorphose, une désintégration à laquelle il donna le nom d'histolyse.

Kunckel (75) observe, chez les *Volucelles*, que les disques, quoique placés à une certaine distance de l'hypoderme, sont réunis à celui-ci par un fin pédoncule, reste d'une invagina-

tion sacciforme. Il découvre aussi deux paires de disques imaginaux placés près de l'extrémité postérieure du corps de la larve et qui servent à l'édification des organes génitaux externes.

Ganin (75) retrouve, chez l'*Anthomyia*, les disques décrits par Weismann chez la *Musca* et il découvre que l'hypoderme de chacun des 8 segments abdominaux présente 4 disques imaginaux : 2 dorsaux et 2 ventraux, qui, par leur développement ultérieur, donnent naissance à l'hypoderme de l'abdomen de l'adulte. Il montre aussi que le tube digestif se renouvelle à l'aide de disques imaginaux.

Chez d'autres Insectes à métamorphoses complètes (Hyménoptères, Névroptères, Coléoptères, Lépidoptères), il signale la présence, chez toutes les larves, de disques imaginaux des ailes, et, chez les larves apodes, de disques des membres.

Viallanes (82) ne s'occupe que de la structure de ces disques. Dans les disques des ailes, la liaison avec les trachées se fait par des cellules mésodermiques. Il établit que l'hypoderme larvaire est détruit et que beaucoup plus tard, les disques se développent, de telle sorte que la pupe, à un certain moment, est limitée seulement en certains endroits, par la membrane cuticulaire.

Van Rees et Kowalevsky (87) montrent que les disques imaginaux commencent à croître en même temps que l'hypoderme larvaire est attaqué, et se substituent progressivement à lui, de telle sorte qu'il n'y a jamais discontinuité.

Rees (89) étudie avec beaucoup de soin les disques imaginaux.

Les disques céphaliques sont formés de deux diverticules sacciformes provenant de la paroi dorsale du pharynx et venant s'appliquer sur les ganglions cérébroïdes. Leurs extrémités antérieures se relient l'une à l'autre et embrassent ventralement le pharynx. Au moment de la nymphose leur communication avec le pharynx s'élargit, la paroi des disques et celle du pharynx ne forment plus qu'une simple vésicule continue et invaginée dans le thorax, la vésicule céphalique (Kopfblase).

Cette vésicule par évagination, sous la poussée du liquide sanguin, donnera la tête de l'imago.

Pour les disques thoraciques, le pédoncule, les reliant à l'hypoderme, présente une cavité en relation avec la cavité du disque. Pendant la métamorphose le pédoncule se raccourcit, sa lumière s'agrandit, le disque devient alors superficiel et ses différentes parties font bientôt saillie à la surface de la nymphe.

Dans la région abdominale la métamorphose se fait beaucoup plus tard et van Rees trouve 6 disques dans chaque segment abdominal.

Hurst (90), chez le *Culex*, indique des métamorphoses se rapprochant de celles de *Corethra*. La tête de la larve devient celle de l'adulte, les yeux composés apparaissent derrière les ocelles, les antennes imaginales prennent place sous les antennes larvaires.

Miall et Hammond (92), après avoir remarqué que la tête de la larve du *Chironomus* est moins développée que celle de l'adulte, trouvent qu'une portion de la région céphalique de cette larve s'invagine dans la partie antérieure du thorax pour fournir les disques céphaliques, dans lesquels apparaissent les yeux composés et les antennes de l'imago.

Pratt (93) fait l'étude de la larve du *Melophagus*, Diptère pupipare. Cette larve est apode et acéphale comme celle des *Muscides*, elle présente des disques thoraciques placés près du tégument comme ceux de *Corethra*, tandis que les disques céphaliques sont assez semblables à ceux de la *Musca*, mais ils ne donnent naissance qu'à la portion dorsale et latérale de la tête, la partie ventrale de celle-ci provenant de deux nouveaux disques, les disques ventraux.

Marchal (96), chez les larves de *Cécidomyies*, trouve, en avant du cerveau, le sac céphalique formé de deux lobes creux accolés l'un à l'autre et prenant naissance par un pédoncule commun sur la ligne médiane et dorsale, à la jonction du segment céphalique et du premier segment somatique. Ce sac

céphalique contient les histoblastes des antennes et des yeux composés. De chaque côté et au-dessous de l'œsophage se trouvent deux petits sacs pairs qui sont les histoblastes des pièces maxillaires.

Wahl (99), dans le genre *Eristalis*, trouve que le développement des disques imaginaux est complètement indépendant de l'épithélium trachéen et provient d'invaginations hypodermiques. La vésicule céphalique comprend deux parties : l'atrium céphalique qui forme la portion antérieure du tube digestif, et le sac frontal provenant d'une profonde invagination de la paroi dorsale de l'atrium céphalique et donnant en arrière, les deux disques céphaliques. Il représente la portion frontale invaginée. Ventralement, l'atrium céphalique a une paire de disques imaginaux donnant les rudiments de la trompe.

Miall et Hammond (92) résument dans le tableau suivant les différences présentées par quelques Diptères, au point de vue de la formation de la tête chez l'imago.

1. *Culex*. Relativement simple. Invaginations des disques imaginaux faibles.
2. *Corethra*. *Simulium*. } Intermédiaires
3. *Chironomus*. *Ceratopogon*. }
4. *Muscidæ*. Relativement complexe. Invaginations profondes et apparemment, mais non réellement, sans relation avec l'hypoderme.

La formation de la tête est différente suivant que l'on considère un Diptère à larve céphalée ou à larve acéphalée. Ainsi, chez ces derniers, on trouve la portion antérieure du tube digestif, le pharynx, en relation avec les disques céphaliques frontaux. Le *Chironome* présente bien un stade intermédiaire entre les *Culicides* et les *Muscides* mais trop rapproché des premiers pour permettre de comprendre la formation du pharynx chez les seconds. De précieux renseignements sur ce sujet sont fournis par l'étude de l'origine des disques imaginaux ; celle-ci en même temps permet de fixer les relations de ces disques avec l'hypoderme larvaire.

Origine des disques imaginaux. — Dans le genre *Corethra*, d'après Weismann (66), ces disques apparaissent comme des invaginations hypodermiques larvaires qui doivent se former après la dernière mue, car dans la dernière dépouille on n'en trouve aucune trace. Miall et Hammond (00) pensent qu'il en est de même chez le *Chironomus*.

Chez les *Muscides*, Weismann (64) avait montré que les disques imaginaux apparaissent dès le plus jeune stade larvaire et proviennent de la prolifération de l'épithélium des trachées et du neurilemne des nerfs. Chez les jeunes embryons, il observe une tête segmentée dont la région antérieure ne tarde pas à s'invaginer, vers la bouche, pour produire le pharynx; en même temps, les disques céphaliques apparaissent.

Kunckel (75) constate chez les *Volucelles* que les disques imaginaux sont des invaginations ectodermiques.

Kowalevsky (86), étudiant le développement embryonnaire des *Muscides*, ne trouve pas de prolifération des trachées donnant naissance aux disques, quoiqu'il constate une union, dès l'état embryonnaire, des trachées et des nerfs avec le disque.

Van Rees (89), se basant sur la présence d'une cavité continue existant dans le pédoncule du disque et dans le disque, considère celui-ci comme une invagination hypodermique.

Lowne (95) admet que ce sont les lobes procéphaliques de l'embryon qui donnent par invagination les disques céphaliques.

Graber (89) observant la formation des disques céphaliques de la *Lucilia*, les voit apparaître sous forme d'une simple couche épithéliale disposée à droite et à gauche du pharynx de la larve. Il pense que ces disques naissent dans la cavité du corps de l'animal comme des épaississements épithéliaux qui deviendraient secondairement sacciformes.

Il en serait de même pour les disques thoraciques.

Pratt (01) combat les conclusions de Graber ; chez le *Melophagus* il ne trouve, dans l'embryon, à aucun moment, de tête distincte.

Les disques imaginaux céphaliques proviennent de trois épaississements entourant partiellement le stomodeum : l'un situé en avant est le disque céphalique ventral, les deux autres sont les disques dorsaux. Ces derniers s'invaginent, se mettent en relation avec les ganglions cérébroïdes qui apparaissent alors, et s'unissent en avant.

A ce stade, l'embryon présente, dans sa région céphalique, le stomodeum au-dessus duquel sont les deux disques dorsaux s'ouvrant, en avant, par une ouverture commune située au-dessus de la bouche ; au-dessous se trouve une invagination avec des parois épaisses formant le disque ventral.

Après l'involution de la tête, une nouvelle bouche se forme ainsi qu'une nouvelle portion du tube digestif ; celle-ci est le pharynx. Puis le disque ventral présentera une invagination paire.

Les disques thoraciques apparaissent comme des épaississements qui s'invaginent progressivement, le plus antérieur se développe le premier, sauf pour le disque prothoracique dorsal qui ne se forme pas durant la vie larvaire. Les disques génitaux externes se forment de la même façon.

Observations. — J'ai fait une étude comparative des disques imaginaux, chez quelques Diptères, en m'occupant spécialement des disques céphaliques. Les autres disques ne m'ont présenté que peu de particularités. Je suivrai, pour exposer ces faits, l'ordre des différentes régions du corps.

Région céphalique. — Les faits actuellement connus permettent d'expliquer la formation des disques céphaliques chez les Diptères à larves acéphales en partant de ceux à larves eucéphales ; le *Chironomus* offre, en effet, à ce point de vue, quelques caractères intermédiaires, mais en ce qui concerne le pharynx, son mode d'apparition n'avait été étudié que chez des larves acéphales *(Musca, Melophagus)*.

J'ai pensé que si la classification des Diptères, basée sur la

forme des larves, est naturelle, je devais retrouver, chez des larves hémicéphales, des stades de transition tant au point de vue du pharynx qu'en ce qui concerne les disques imaginaux. Tel est le but que je me suis proposé en étudiant la tête de la larve du Stratiomys. J'ai complété cette étude par celle de quelques types à larves eucéphales *(Tanypus, Simulia)* et d'un type à larve acéphale *(Gastrophilus)*.

Simulia. — Weismann (63), dans son étude de la *Simulia*, ne s'occupe que du développement des appendices thoraciques; dans Miall (95), se trouve une figure de larve représentant l'antenne de l'adulte invaginée dans la tête.

La larve de *Simulia* dont j'ai représenté la région céphalique (pl. I, fig. 4) a été prise un peu avant la confection du cocon.

Les disques céphaliques dorsaux comprennent chacun deux parties distinctes l'une de l'autre : l'une représentant l'antenne imaginale faiblement invaginée, et l'autre formée d'un épaississement du tégument *(d. oc.)* légèrement déprimé au centre et qui est l'ébauche de l'œil composé. Au-dessous de l'ouverture du canal des glandes salivaires, se trouve le disque céphalique ventral *(d. v.)* qui produira la région buccale.

Chez les *Simulia* l'on trouve, dans la formation des disques céphaliques, la même simplicité que chez les Corethra. On remarque aussi que, dans cette larve, les ganglions cérébroïdes *(C)* sont en arrière de la tête, près de la limite antérieure du thorax.

Tanypus. — Chez le *Tanypus* ces ganglions cérébroïdes sont placés plus en avant dans la région céphalique (pl. I, fig. 6). Je ne trouve que de faibles invaginations ectodermiques représentant les disques imaginaux des antennes et des pièces buccales. Les yeux composés apparaissent d'abord sous la forme de grosses masses hypodermiques *(d.oc)* reliées au cerveau par un nerf très long *(n. op)*. Le genre *Tanypus*, d'après

les auteurs qui n'ont étudié que l'adulte, doit être placé dans les *Chironomides*, mais si l'on prend, comme critérium, le développement des disques imaginaux, ce genre se rapprocherait des *Corethra*.

Chez le *Tanypus*, ainsi que je l'ai représenté, la portion antérieure du tube digestif est mue par des muscles latéraux *(m)*, disposés les uns à la suite des autres, et s'insérant d'une part à la paroi du tube digestif, d'autre part sur le tégument de la tête. Par leur contraction, ils élargissent l'ouverture du tube digestif. C'est là une première complication de la région antérieure de ce tube nous permettant de comprendre ce qui a lieu dans le *Stratiomys*.

Stratiomys. — J'ai étudié la région céphalique d'une jeune larve de 2 cm. 1/2 de longueur. Ces larves sont hémicéphales, leur région antérieure montre la tête engagée postérieurement dans le thorax. Cette région céphalique renferme des parties très dures, et le détail de son organisation n'avait pas été étudié.

En enlevant le tégument du prothorax (pl. I, fig. 1), l'on découvre deux boucliers chitineux, l'un dorsal *(bd)* recouvrant le deuxième *(bv)* qui est ventral.

Le bouclier dorsal est la continuation directe de la tête (T). Il présente en arrière et latéralement des portions marginales faiblement chitinisées, blanchâtres, tandis que les autres parties sont colorées en brun.

Ce bouclier déborde latéralement et postérieurement sur le bouclier ventral. Celui-ci est fortement chitinisé, coloré en brun foncé et se termine en arrière par une partie hémisphérique du sommet de laquelle part l'œsophage *(œ)*. Ce bouclier ventral se continue antérieurement sous les téguments de la tête pour réapparaître au niveau de la dépression que l'on trouve un peu en arrière des appendices buccaux.

Les ganglions cérébroïdes *(c)* sont situés en arrière du bouclier dorsal ; sur leur face supérieure sont placés les disques

céphaliques trilobés *(dc)*. Ceux-ci sont reliés au bouclier dorsal par un filament très ténu *(pd)*.

Pour mieux établir la relation existant entre ces différentes parties et les disques, l'on doit examiner des coupes longitudinales.

La figure 2 (pl. I) représente une de ces coupes passant sur le côté de la tête. Elle montre que le bouclier dorsal *(bd)* est la partie invaginée de la tête. Quant au disque céphalique *(dc)*, il naît à la région postérieure de cette partie dorsale ; il est relié à celle-ci par un pédoncule et vient s'appliquer sur le ganglion cérébroïde *(C)*.

La disposition du disque céphalique par rapport à la tête larvaire, rappelle beaucoup ce qui se passe chez le *Chironomus*, mais ici la tête larvaire étant partiellement enfoncée dans le thorax, l'on trouve les disques à la limite du premier et du deuxième segment thoracique.

Cette région céphalique va nous permettre de comprendre la formation de l'appareil pharyngien.

La portion inférieure de la région antérieure du tube digestif sécrète une forte couche de chitine dont l'ensemble constitue le bouclier ventral.

La cuticule de la portion supérieure est beaucoup plus mince ; elle sert à l'insertion d'un grand nombre de muscles dont les sections sont visibles dans les coupes longitudinales (pl. I, fig. 2 et 3, *m o)*. Ces muscles sont verticaux ou légèrement obliques ; ils s'insèrent, d'une part, sur la portion dorsale du pharynx et, d'autre part, sur la paroi dorsale de la tête ; par leur contraction, ils augmentent l'ouverture du pharynx. En arrière, celui-ci présente un appareil broyeur sur lequel je reviendrai en parlant des particularités du tube digestif des larves de Diptères.

Au point de vue du pharynx, chez la larve du *Stratiomys*, on a l'exagération de ce que j'ai précédemment décrit chez la larve du *Tanypus*, avec la formation d'une paroi rigide chitineuse immobilisant la partie inférieure du pharynx.

Chez le *Stratiomys*, les disques céphaliques et le pharynx sont nettement indépendants les uns des autres. L'appareil pharyngien comprend toute la région du tube digestif placée dans la tête et aussi les muscles qui s'y insèrent ; quant aux disques céphaliques, ils sont en relation avec la paroi dorsale de la tête.

La région céphalique est occupée tout entière par l'appareil pharyngien ; quant aux ganglions cérébroïdes, ils sont reportés en arrière de cette région, dans le thorax, à la limite du premier et du deuxième segment.

Dans cette même larve se trouvent aussi des disques imaginaux buccaux.

En résumé, comparée à la larve du *Chironomus*, la larve hémicéphale du *Stratiomys* montre les particularités suivantes : la région postérieure de la tête portant les disques céphaliques a pénétré dans le premier segment thoracique et il s'est formé un appareil pharyngien pourvu de parties chitinisées et de muscles moteurs, appareil qui occupe toute la tête et a refoulé vers l'arrière les ganglions cérébroïdes.

Le *Stratiomys* sert donc bien d'intermédiaire entre des types eucéphales comme le *Tanypus* et des types acéphales comme celui que je vais maintenant étudier avec le *Gastrophilus*.

Gastrophilus. — La disposition des disques céphaliques est indiquée dans la figure 5, planche I, représentant une coupe longitudinale perpendiculaire au plan de symétrie.

Dans cette coupe, l'on trouve, en avant, la région pharyngienne *(ph)* à laquelle font suite deux longs pédoncules *(pd)* reliant la portion postérieure de ce pharynx avec les disques *(dc)* qui, eux-mêmes, sont appliqués sur les ganglions cérébroïdes (C).

Ces disques avaient été pris par Scheiber comme des ganglions nerveux accessoires (Nebenganglion) ; mais Kunckel, d'après la description de cet auteur, leur a donné leur véritable signification de disques céphaliques.

Comme l'indique la figure, ces disques sont reportés assez loin dans le thorax ; il en est de même pour les ganglions cérébroïdes qui leur sont juxtaposés.

Dans une coupe transversale de la région pharyngienne comme celle que représente (fig. 9, pl. I), on distingue une région inférieure entourant une cavité centrale *(c. ph)* et appartenant au tube digestif ; la paroi inférieure de cette cavité est fortement chitinisée, sa paroi supérieure est mobile et peut s'élever par suite de la contraction des muscles verticaux *(m.v)*. Ceux-ci s'insèrent d'une part sur le tube digestif et, d'autre part, sur la partie supérieure du pharynx ; de part et d'autre de leurs insertions le pharynx présente deux cavités latérales *(cd)* contenant dans leur intérieur des lames chitineuses *(l)*.

Ces deux cavités se prolongent en arrière dans les pédoncules des disques céphaliques ; au niveau de la région buccale, elles se réunissent pour donner l'atrium céphalique. C'est à la base de cet atrium que s'insèrent les mandibules en crochet.

Cette disposition rappelle celle décrite par Wahl chez l'*Eristalis*.

L'étude de la larve du *Stratiomys* a montré que la portion supérieure du pharynx provient de l'invagination céphalique ; chez le *Gastrophilus*, les deux lames du bouclier dorsal du *Stratiomys* se sont séparées et ont donné les lames chitineuses *(l)*, la portion dorsale moyenne a pris une plus grande importance : quant aux muscles verticaux du pharynx nous les retrouvons avec une disposition plus simple que chez le *Stratiomys*.

Les muscles *(m)*, qui sont de part et d'autre du pharynx, sont déjà représentés, dans la larve du *Stratiomys*, par les quelques muscles s'insérant sur la région céphalique invaginée.

De ce qui précède, je conclus :

1° Que l'appareil pharyngien chez les larves de Diptères a sa paroi supérieure formée par la région dorsale de la tête. Il

contient outre la portion antérieure du tube digestif, des muscles céphaliques spécialisés.

2° Que les disques imaginaux céphaliques naissent par invagination des portions latérales et postérieures de la tête larvaire.

Cette invagination des disques céphaliques varie beaucoup chez les Diptères. Son importance est en relation avec la position des ganglions cérébroïdes chez les larves à leur complet état de développement.

Dans les genres *Culex*, *Corethra*, *Tanypus*, ces ganglions sont enfermés dans la tête de la larve ; les disques céphaliques sont peu invaginés.

Chez la larve de la *Simulia*, le cerveau est placé à la limite de la tête et du thorax ; aussi l'invagination des disques céphaliques est-elle plus accentuée que précédemment.

Chez le *Chironomus*, les ganglions cérébroïdes étant situés dans le premier segment thoracique, les disques sont forcément invaginés dans le thorax. Il en est de même pour le *Stratiomys*.

Les genres *Musca*, *Eristalis* et surtout *Gastrophilus* ont des disques situés beaucoup plus profondément et offrent un long pédoncule.

Il semble, d'après l'examen de ces données, qu'il y a une relation entre la pénétration plus ou moins profonde des disques céphaliques et le degré de supériorité de ces Diptères. Mais Miall et Hammond (00) trouvent, chez les *Chironomides*, de grandes variations dans le mode de formation de ces disques et cela même dans des espèces d'un même genre, *Chironomus*.

Région thoracique. — Les disques thoraciques du *Tanypus* apparaissent comme de simples invaginations du tégument restant toujours en continuité directe avec l'extérieur. Ils sont semblables à ceux du genre *Corethra*.

Les disques thoraciques du *Gastrophilus* présentent une disposition identique à celle des *Muscides ;* ils sont profondément enfoncés dans le corps de la larve et ne se relient plus au tégument que par un mince pédoncule.

Région abdominale. — L'examen des coupes transversales des segments abdominaux de jeunes pupes du *Gastrophilus* m'a montré dans chaque segment six disques imaginaux situés dans l'hypoderme : deux dorsaux, deux latéraux et deux ventraux. Ce fait est identique à celui que van Rees a constaté chez les *Muscides*. Les disques génitaux externes de ces Diptères ont aussi la même disposition.

Origine des disques. — Tous les auteurs admettent que les disques dérivent d'invaginations ectodermiques. Seul Graber, chez les *Muscides*, les considère comme des plaques épithéliales qui, plus tard, deviennent sacciformes.

L'étude comparée des disques céphaliques chez quelques larves de Diptères, en allant des formes eucéphales aux formes acéphales par l'intermédiaire des hémicéphales, montre bien qu'ils dérivent d'une invagination ectodermique : faible chez quelques eucéphales et atteignant un grand développement chez les acéphales.

Chez le *Tanypus* les disques thoraciques sécrètent dans leur cavité une légère membrane chitineuse, mais chez le *Stratiomys* l'ectoderme invaginé donnant le disque céphalique ne sécrète plus de cuticule.

STRUCTURE DES DISQUES

Historique. — Les disques imaginaux sont creux ; leur cavité interne est la cavité péripodale. La paroi externe est mince, formée de cellules aplaties, et constitue la membrane péripodale qui disparaît pendant le développement. Sa paroi interne est, au contraire, très épaisse et forme la partie génératrice du disque.

Ganin (75), le premier, indiqua, dans les disques développés, que la paroi est formée de deux parties :

Une partie externe, l'ectoderme, et une partie interne, désignée sous le nom de mésoderme.

Van Rees (89), considérant que, d'après la nouvelle théorie du cœlome des frères Hertwig, le mot de mésoderme a un sens bien précis, propose de donner à la portion interne du disque, le nom de mésenchyme.

Lowne (92) distingue dans le disque l'épiblaste correspondant à l'ectoderme et dans la partie interne : le mésoblaste ou mésoderme, équivalent au mésenchyme de van Rees, où les cellules n'ont jamais été amæboïdes; les cellules intermédiaires, qu'il présume être d'origine mésoblastique, à cause de leur disposition en cordons et, au-dessous, le parablaste ou mésenchyme véritable.

L'origine des cellules de la partie interne du disque est aussi très discutée. Ganin (75) les fait naître du clivage de l'ectoderme.

Viallanes (82) admet, en grande partie, cette opinion, mais il pense aussi que des leucocytes peuvent se transformer et donner des cellules mésenchymateuses.

Van Rees (89) trouve que, dans les disques imaginaux de l'abdomen, des cellules dérivées des couches épithéliales externes deviennent libres, et passent à travers la membrane basilaire, pour se disposer sous celle-ci en une couche de mésenchyme.

Pour Kowalevsky (87), les disques imaginaux ont toujours, au-dessous de la paroi épithéliale, des cellules pariétales, très petites au début (Wanderzellen), qui se multiplient pour donner l'ébauche du mésoderme du disque.

Lowne (92) dit que le mésoblaste dérive de l'épiblaste, ou de l'hypoblaste, ou des deux, ses cellules sont amæboïdes et donnent le tissu musculaire. Pour lui, les leucocytes viennent donner des cellules mésenchymateuses, constituant le parablaste, les « Wanderzellen » de Kowalevsky deviennent les cellules intermédiaires et le mésenchyme de Van Rees, correspond au mésoderme ou mésoblaste.

Chez les Lasius, Karawaiev (98) admet l'opinion de Kowalevsky. Les cellules observées sur la surface interne du disque imaginal sont, au premier aspect, profondément différentes des

cellules hypodermiques du disque; elles ressemblent, par contre, beaucoup aux cellules mésodermiques non différenciées et flottant librement dans la cavité du corps. Ces cellules deviennent toutes musculaires.

Berlese (00), sans examiner spécialement cette question, pense que ces cellules mésodermiques se trouvent déjà chez les larves, très jeunes. Leur origine doit être cherchée dans l'embryon. Il croit qu'elles dérivent de leucocytes depuis longtemps différenciés qui se sont établis là, en attendant, pour donner plus tard les myocytes larvaires.

Pratt (01), chez le *Melophagus*, dans le développement des disques imaginaux, thoraciques et céphaliques, ne trouve pas de mésoderme durant la période embryonnaire.

En résumé :

Dans les disques de la nymphe, tous les auteurs reconnaissent deux sortes de tissus, mais il y a désaccord, quant à l'origine du feuillet interne du disque.

Les uns (Ganin, van Rees, Lowne et aussi Viallanes) le font dériver de l'épithélium du disque.

Pour les autres (Kowalevsky, Karawaiev, Berlese), les deux parties du disque sont distinctes dès l'origine du disque et le feuillet interne provient du mésoderme.

Observations. — L'examen des disques imaginaux, soit chez des larves âgées du *Tanypus*, du *Chironomus* et de la *Simulia*, soit chez des pupes du *Gastrophilus* ne m'a jamais montré que deux parties dans le disque : l'externe épithéliale, l'interne mésenchymateuse. Dans aucun cas je n'ai observé les subdivisions de Lowne.

Les disques imaginaux de la région abdominale, chez une larve âgée ou chez une pupe jeune du *Gastrophilus*, apparaissent comme de simples différenciations hypodermiques, comme le montre la figure 8 (pl. I). Les cellules *(c)* du disque sont de petite taille, allongées, formant un épithélium cylindrique, se colorant fortement en bleu violacé par l'hémalun.

Certaines cellules *(c')* présentent déjà deux noyaux.

Dans une pupe de dix à quinze jours, ce disque abdominal a complètement changé d'aspect; au lieu d'être formé d'un épithélium simple. il se compose de plusieurs strates de cellules (fig. 10, pl. I). Ces cellules sont fortement unies les unes aux autres, du côté externe *(ep)*, tandis que vers la cavité générale, elles se dissocient formant, soit des cellules isolées mésenchymateuses, à prolongements amæboïdes ou des cellules fusiformes, soit des massifs de plusieurs cellules *(gr)*.

La figure 10 montre bien tous les termes de passage entre les cellules superficielles et les cellules profondes. J'arrive donc pour les disques abdominaux à la même conclusion que van Rees : le mésenchyme dérive de la couche épithéliale.

Le disque imaginal de l'aile d'une très jeune pupe de *Gastrophilus* me permet d'arriver au même résultat pour les disques thoraciques.

Le disque thoracique (fig. 7, pl. I) présente une portion épithéliale *(ép)* très épaisse, formée de nombreuses cellules très allongées, disposées en files. Dans la partie externe de cette région, les noyaux sont beaucoup plus rapprochés que dans la partie profonde. Dans cette dernière, les files se dissocient, leurs éléments eux-mêmes se séparent, prennent l'aspect fusiforme ; dans un premier stade, la file a alors l'apparence d'un chapelet, puis les éléments s'individualisent et forment, par leur ensemble, le mésenchyme *(mes)*, placé directement sous l'épithélium stratifié. L'examen de la figure 7, qui est la reproduction exacte d'une de mes préparations, montre, d'une façon indubitable, la formation du mésenchyme aux dépens des parties profondes de l'épithélium externe du disque, surtout dans les régions *(t, t')*.

Les leucocytes *(l)* sont bien différents de ces cellules mésenchymateuses et, soit dans le disque thoracique, soit dans le disque abdominal, je n'ai jamais vu la transformation de ces éléments sanguins en mésenchyme.

Chez des larves du *Tanypus*, où les disques thoraciques sont

des invaginations ectodermiques, on trouve de ces disques avec une paroi formée d'un massif compact de cellules, massif se colorant fortement par l'hémalun et contenant de très nombreux noyaux, les deux parties du disque ne sont pas encore formées ; dans d'autres disques, la partie profonde de ce massif est en voie de dissociation et rappelle beaucoup ce que je viens de décrire dans le disque alaire du *Gastrophilus*.

Ces éléments dissociés donnent naissance au mésenchyme constituant la deuxième partie du disque.

De ces observations, je conclus :

Que le mésenchyme des disques imaginaux dérive de l'épithélium du disque.

Dans l'étude des phénomènes internes des métamorphoses, on voit ces différentes parties des disques imaginaux servir à l'édification des nouveaux tissus imaginaux (histogénèse) et se substituer aux tissus larvaires dégénérés, ayant subi l'histolyse.

J'examinerai successivement l'histolyse et l'histogénèse de chacun des tissus; en signalant, en même temps, les quelques particularités de ces tissus que j'ai trouvées, soit chez la larve, soit chez l'adulte.

Je commencerai mon étude des phénomènes internes par celle des éléments, leucocytes et cellules adipeuses, qui, durant la nymphose, ont pour rôle de transformer les matériaux provenant de l'histolyse des organes larvaires.

Résumé. — 1° Dans les genres *Simulia* et *Tanypus*, à larves eucéphales, les disques céphaliques peuvent se diviser, comme chez les *Corethra :* en disques dorsaux formés chacun de deux parties, l'une correspondant à l'antenne imaginale, l'autre à l'ébauche de l'œil composé ; en disques ventraux donnant naissance aux pièces buccales.

Dans la larve du *Tanypus*, la portion antérieure et céphalique du tube digestif est mue par un grand nombre de muscles latéraux.

2° Chez la larve hémicéphale du Stratiomys, un appareil

pharyngien occupe toute la région céphalique. Les disques céphaliques dorsaux proviennent d'invaginations postérieures de la tête appliquées contre les ganglions cérébroïdes et sont reportés dans le thorax à la limite du premier et du deuxième segment. Des disques ventraux donnent les pièces buccales.

Cette disposition est intermédiaire entre celle des types eucéphales, comme le *Tanypus*, et celle de larves acéphales, comme le *Gastrophilus*.

3° Chez la larve du *Gastrophilus*, les disques céphaliques sont reportés très en arrière dans le thorax ; ils sont en relation par un long pédoncule avec l'appareil pharyngien ;

4° L'appareil pharyngien, chez les larves de Diptères, a sa paroi dorsale formée par la région dorsale de la tête. Il contient la portion antérieure du tube digestif et des muscles céphaliques spécialisés ;

5° Les disques imaginaux céphaliques naissent par invaginations des portions latérales et postérieures de la tête larvaire ; ils sont toujours ectodermiques. L'importance de leur invagination est en relation avec la position des ganglions cérébroïdes, chez les larves arrivées à maturité ;

6° Les disques thoraciques du *Tanypus* sont des invaginations largement ouvertes comme ceux des *Corethra*, ceux du *Gastrophilus* rappellent ceux des *Muscides* et sont reliés au tégument par un pédoncule ;

7° Les disques abdominaux du *Gastrophilus* sont au nombre de six pour chaque segment.

8° L'examen des disques thoraciques du *Gastrophilus* et du *Tanypus*, celui des disques abdominaux du *Gastrophilus*, montre que le mésenchyme des disque imaginaux dérive de l'épithélium du disque et, par suite, est d'origine ectodermique.

LEUCOCYTES ET KÖRNCHENKUGELN

Historique. — Metschnikoff (83) fut le premier qui attira l'attention sur le rôle important des leucocytes durant les phénomènes de métamorphoses.

Kowalevsky (87), chez les *Muscides*, établit que l'histolyse des tissus larvaires se faisait par l'action phagocytaire des leucocytes. Ceux-ci pénètrent dans les organes sains à l'aide de leurs mouvements amœboïdes, englobent des parties de ces tissus, les enferment dans des vacuoles où ils ne tardent pas à les modifier.

Van Rees (87) confirme ces observations.

Les leucocytes chargés de débris de tissu en voie de digestion remplissent la cavité générale et se transportent ensuite vers les organes en formation où ils périssent en grande partie; d'autres donnent naissance aux leucocytes de l'imago. Kowalevsky indique que ces phagocytes ne sont pas autre chose que les *Körnchenkugeln* que Weismann avait observés chez les *Muscides* et qu'il croyait être les éléments édificateurs des tissus imaginaux.

Ganin avait considéré les *Körnchenkugeln* de Weisman comme des débris de muscles.

Viallanes (82) faisait dériver les *Körnchenkugeln* qu'il désigne comme « granules roses », de la prolifération des noyaux musculaires; quant aux gros *Körnchenkugeln*, ce sont, pour lui, des cellules du corps adipeux arrivés à leur dernier état, c'est-à-dire hypertrophiées et remplies de granules spéciaux.

Chez les Hyménoptères, les *Körnchenkugeln* n'existent pas. D'après Pérez, chez les Fourmis, et Anglas, chez la Guêpe et l'Abeille, les leucocytes ont pourtant un rôle phagocytaire, mais ce dernier auteur n'insiste pas sur leur sort ultérieur.

Supino, chez les *Muscides* (00), admet qu'il existe aussi deux espèces de *Körnchenkugeln*, les uns formés par les leucocytes contenant des débris phagocytés et d'autres correspondant aux noyaux des muscles larvaires qui deviennent libres durant l'histolyse de ces tissus. Il reproche à Berlese de comprendre tous les *Körnchenkugeln* sous la dénomination de « sferuli di granuli ».

Sous ce nom, Berlese (99) désigne bien ces deux espèces de *Körnchenkugeln* et dont l'une correspond aux phagocytes contenant des noyaux musculaires larvaires. Cet auteur, dans une note préliminaire (01), conclut que :

Les leucocytes ont leur maximum de développement au début de la nymphose.

Les leucocytes typiques ont le plus souvent une forme sphérique, leur cytoplasme est dense, sans structure apparente et bien colorable ; leurs noyaux sont sphériques avec de la chromatine en figure bien distincte.

Chez les Diptères supérieurs, les éléments mésenchymateux, revêtant les disques imaginaux, sont des formes spéciales de leucocytes.

Les leucocytes ont pour rôle :

a) Le transport des substances élaborées aux organes qui ont besoin d'aliments ou qui sont en voie de formation, spécialement chez les nymphes.

b) La formation de tissus nouveaux d'origine mésodermique : éléments musculaires (larves et adultes), éléments adipeux (larve).

Cet auteur nie les propriétés phagocytaires des leucocytes.

Observations. — Le *Gastrophilus* se prête très bien à une étude du rôle des leucocytes pendant la nymphose.

Les leucocytes (fig. 11, pl. I) ont 6-8 μ de diamètre ; leur protoplasme est réticulé, colorable en violet par l'hématéine ; le noyau est ovalaire avec un nucléole central très apparent et des grains de chromatine disposés périphériquement.

Les éléments mésenchymateux, doublant les disques imaginaux, ne proviennent nullement de la transformation de leucocytes larvaires mais, ainsi que je l'ai montré, dérivent des cellules hypodermiques.

Dans une pupe d'un à deux jours, une préparation du liquide sanguin (fig. 11, pl. I) montre un grand nombre de leucocytes, dont plusieurs sont polynucléés. La grande quantité de ces éléments indique que, dès le début de la nymphose, les éléments sanguins se multiplient abondamment et les éléments polynucléés doivent être un stade de cette multiplication. Je n'ai jamais observé de figures de karyokinèse.

Les éléments uninucléés ont 10 μ, les éléments à deux noyaux ont 18 μ et ceux à 5 nucléi 23 μ.

La multiplication des noyaux a lieu en même temps que l'accroissement des éléments sanguins.

Pendant que ces leucocytes se multiplient, on les voit se localiser, formant d'abord des amas sur les trachées puis, plus tard, au-dessous de l'hypoderme et tout autour des muscles larvaires.

Ces leucocytes attaquent les éléments larvaires qui ont déjà subi un commencement de dégénérescence (muscles, glandes salivaires, hypoderme, etc.). Dans le sein du protoplasme des leucocytes ayant pénétré ainsi dans ces organes, on voit apparaître des taches se colorant uniformément sous l'action des matières colorantes. Ces leucocytes deviennent des « boules à noyaux », des « *Körnchenkugeln* » identiques à ceux que Weismann et Kowalevsky ont décrits.

Ces leucocytes incorporent les particules de tissu de la façon suivante. La figure 12 (pl. I) montre un leucocyte (A) déjà à l'état de *Körnchenkugeln* présentant sur le bord gauche une légère échancrure bordée par deux courts pseudopodes. Entre

ceux-ci se trouve une sphérule *(s)* provenant de la dégénérescence des glandes salivaires. Cette sphérule sera entourée complètement par les pseudopodes et se trouvera enfermée dans l'intérieur du leucocyte. Là elle subira une véritable transformation que l'on peut suivre à l'aide des matières colorantes. Au début, dans le cas de la glande salivaire, les sphérules incorporées par les leucocytes sont formées par une substance colorable par l'hématéine ; les leucocytes, qui en sont chargés, ne présentent que des plages bleuâtres; dans une portion de la glande, en histolyse plus avancée, les leucocytes présentent des plages bleuâtres et des plages rosées (par double coloration à l'hématéine et à l'éosine). On trouve même des plages de teintes intermédiaires, et à un stade plus avancé encore, les plages seront toutes rosées ; ces variations de coloration montrent bien que, dans l'intérieur du leucocyte, les particules de tissu subissent des transformations et, à l'opposé de Berlese (oo), j'admets qu'ils agissent comme phagocytes ainsi que l'avait établi Kowalevsky.

Plus tard, la digestion est plus complète et, à la fin de la nymphose, on voit, au voisinage de l'hypoderme, dans la région thoracique, des *Körnchenkugeln*, où le protoplasme réticulé réapparaît nettement, les inclusions s'effaçant progressivement ; en même temps, ces éléments cellulaires augmentent de volume et constituent par leur ensemble le tissu adipeux imaginal. La figure 13 (pl. I) représente un de ces phagocytes presque vidé et la figure 21 (pl. II) en montre plusieurs transformés et accrus.

Plusieurs des « *Körnchenkugeln* » servent à l'élaboration des nouveaux organes. Ils sont englobés dans le tissu musculaire et, par dégénérescence graisseuse, ils fournissent les aliments pour l'accroissement des cellules de ce tissu. On en voit un certain nombre dégénérer au voisinage de l'hypoderme ou de muscles en formation.

Dans une pupe du dixième au quinzième jour, l'on trouve dans la cavité générale, outre les *Körnchenkugeln*, correspon-

dant aux phagocytes, des sphérules se colorant uniformément et provenant de débris, non englobés, d'organes en dégénérescence (glandes salivaires, hypoderme, muscles, etc.) et aussi, des masses plus considérables, à structure granuleuse colorable par l'éosine et qui sont élaborées par les cellules adipeuses. Ainsi que l'indique la figure 20 (pl. II), les masses *(s)*, ainsi que les sphérules, disparaîtront soit par suite de l'action des phagocytes, soit par simple liquéfaction.

En résumé, chez le *Gastrophilus*, les leucocytes agissent comme de véritables phagocytes faisant subir des modifications aux substances qu'ils ont ingérées.

Chez la *Simulia*, les leucocytes sont beaucoup plus difficiles à étudier à cause de leur petite taille. Ils ne montrent pas d'une façon aussi nette ces phénomènes. On ne constate pas ici de localisation et de multiplication des leucocytes.

Chez les larves du *Chironomus plumosus*, *dorsalis*, etc. ; ainsi que l'a montré Cuénot (91), le liquide sanguin contient en dissolution de l'hémoglobine, mais aucun élément figuré. Dans leurs recherches, Miall et Hammond (92) signalent dans les pupes de ces Diptères des *Körnchenkugeln*. On verra, dans le chapitre du tissu adipeux, quelle est la véritable nature de ces éléments.

Résumé. — 1° Les leucocytes, au début de la nymphose du *Gastrophilus*, se multiplient et se localisent en partie sous l'hypoderme, les trachées, etc.

2° Les leucocytes du *Gastrophilus* agissent comme de véritables phagocytes, faisant subir des modifications aux substances qu'ils ont ingérées, et ils se présentent pendant la métamorphose sous forme de *Körnchenkugeln*. Un grand nombre de ceux-ci donneront plus tard le tissu adipeux imaginal.

TISSU ADIPEUX

SON ÉTUDE DURANT LA NYMPHOSE

HISTOLYSE

Historique. — Weismann (64) admet que, dès le début de la nymphose, le contenu granuleux se concentre autour du noyau, puis la membrane se rompt et le contenu est dispersé en même temps que le noyau disparaît.

Auerbach (74) suppose que les nombreux nucléoles qui apparaissent dans le noyau, durant la vie larvaire, sont le point de départ de cellules filles.

Kunckel (75), quoique ne s'occupant que très peu des cellules adipeuses, constate que ces dernières ne sont pas encore altérées au moment où les muscles de l'imago sont déjà ébauchés. Il suppose qu'elles meurent et que les matériaux provenant de leur dégénérescence servent de vitellus nutritif pour les nouveaux tissus.

Ganin (75) décrit le grossissement des cellules adipeuses dès le début de la vie nymphale ; de polygonales, elles deviennent sphériques. Elles perdent leur adhérence réciproque ; dans leur intérieur s'accumulent de nombreux globules. Dans beaucoup de ces cellules le protoplasme se liquéfie et se désagrège, pourtant quelques éléments adipeux subsistent dans l'imago.

Viallanes (82) dit que, au début de la pupation, les cellules

adipeuses deviennent sphériques, leur protoplasme présente des stries rayonnant à partir du centre, et il se forme de nombreux granules colorables en rouge par le carmin; ceux-ci apparaissent comme les noyaux de masses qui seront mises en liberté, plus tard, par suite de la rupture de la membrane de la cellule adipeuse. Pour cet auteur, ces granules étant entourés d'une aire périphérique non colorable, sont des cellules filles de la cellule adipeuse; leur noyau étant le granule colorable par le carmin et leur protoplasme, l'aire périphérique non colorable. Ces cellules filles peuvent se multiplier, car on les voit fréquemment avec deux ou quatre sphères colorées.

Kowalevsky (87) observe sur le vivant, à travers la vésicule céphalique d'une pupe de *Muscide*, la pénétration des phagocytes, chargés de produits d'histolyse, dans l'intérieur des cellules adipeuses et la désintégration de ces derniers éléments. La saillie des *Körnchenkugeln* devenant plus faible à la surface des cellules adipeuses, il en conclut que ces éléments migrateurs pénètrent dans ces dernières cellules.

Van Rees (89), sans constater la pénétration directe des leucocytes dans les cellules adipeuses, admet ce fait, car des éléments identiques aux globules sanguins apparaissent, durant la nymphose, au centre des cellules adipeuses et, pour cet auteur, les inclusions vues par Viallanes sont des leucocytes. Ceux-ci se nourrissent à l'intérieur des éléments adipeux, puis se répandent dans la cavité générale, laissant des vides qui marquent leur emplacement dans la cellule adipeuse. Dans une pupe du cinquième jour, un grand nombre de ces leucocytes sont groupés dans une cellule adipeuse autour du noyau, dont les propriétés chromatophiles diminuent; il est donc probable qu'il y a diffusion de la substance nucléaire au profit des leucocytes.

De Bruyne (98) nie qu'il y ait des leucocytes dans l'intérieur des cellules adipeuses, mais il y trouve des produits analogues aux sarcolytes.

Les cellules adipeuses, après une existence plus ou moins

longue, se désagrègent et on peut alors reconnaître leurs inclusions : granulations graisseuses, boules chromatophiles et sarcolytes partiellement digérés, renfermant aussi parfois de la graisse. Le noyau dégénère et ne forme plus qu'un amas unique ou conglomérat caryolytique.

La désagrégation finale des cellules adipeuses se fait le plus souvent dans le voisinage immédiat des organes en néoformation, et il n'est pas rare de voir des leucocytes ou phagocytes venir englober partiellement les restes de l'élément adipeux.

Nötzel (98) n'admet pas que les leucocytes aient un rôle dans la destruction des cellules adipeuses.

Pour Lowne (92), les cellules adipeuses de la larve deviennent « cytogéniques » dans la pupe, soit par l'immigration de leucocytes qui se multiplient dans leur intérieur, soit par prolifération de leurs noyaux.

Chez la larve d'Abeille ayant filé, Terre (99) constate que le tissu adipeux se dissocie : ses cellules s'isolent, s'individualisent et dans les espaces intercellulaires nagent des leucocytes. Il n'est pas rare d'en trouver accolés aux parois des éléments gras, mais jamais l'auteur n'a vu de pénétration.

Le cytoplasme des cellules adipeuses se tranforme en un liquide au sein duquel nagent de nombreuses gouttelettes graisseuses ; quant au noyau, il subit une chromatolyse.

Karawaiev (98), chez le Lasius, trouve que certaines des cellules du corps adipeux, pendant la métamorphose, sont mangées par les « gros phagocytes ». Ceux-ci proviennent des cellules mésodermiques indifférentes, dont il étudie les transformations dans la région abdominale.

Berlese (99) fait une étude très complète sur les transformations du corps adipeux chez une dizaine de Diptères en basant surtout ses observations sur *Calliphora erythrocephala*. Il a étendu ensuite ses études aux autres groupes de Metabola.

Au moment de la nymphose, d'après cet auteur, il y a précipitation de substances albuminoïdes dans l'intérieur des cellules adipeuses ; de plus, celles-ci absorbent diverses sub-

stances et les transforment dans leur intérieur en produits assimilables, grâce à la production d'enzymes. Le nom de « trophocytes », sous lequel Berlese désigne ces cellules, rappelle cette propriété. Les cellules adipeuses, loin d'être détruites, se maintiennent durant toute la vie nymphale et passent dans l'imago; les leucocytes n'ont jamais part à leur fin.

L'erreur de Van Rees vient de ce qu'il a pris pour noyau le centre des granules albuminoïdes; cette partie centrale est transformée par peptonisation et, bien que se colorant par l'hémalun, n'est qu'un « pseudonucleus ».

La désagrégation des cellules adipeuses, voulue par un grand nombre d'auteurs, et par laquelle des granules albuminoïdes se répandaient dans la cavité générale, n'est pas vraie et dépend de préparations mal exécutées.

Supino (oo) confirme les travaux de Berlese pour le maintien des cellules adipeuses durant toute la nymphose et la production de granules albuminoïdes dont le centre peut être un pseudonucleus, mais, pour lui, la disposition des granules colorés et non colorés n'est pas aussi régulière que l'indique Berlese et il trouve insuffisants les caractères fournis par cet auteur pour démontrer l'existence d'enzymes dans la cellule adipeuse.

Koschevnikov (oo) chez l'Abeille arrive aux mêmes conclusions que Terre. Pour Anglas (oo), chez ce même Insecte et chez les *Vespidés*, le tissu adipeux larvaire forme celui de l'imago. Une partie de ce tissu larvaire est désagrégé et détruit par digestion extra-cellulaire sous l'action de certaines cellules presque analogues aux autres cellules adipeuses, mais à contenu plus granuleux (cellules excréto-sécrétrices) et qui agiraient par « lyocytose ».

Henneguy (oo) confirme pour *Lucilia cæsar* les résultats de Berlese. L'examen attentif avec l'immersion homogène montre que les taches colorables par l'hémalun, signalées à l'intérieur des cellules adipeuses, n'ont pas de contours nettement arrêtés et qu'elles sont formées par la réunion de très fines granula-

tions, sans qu'il y ait jamais de cordon chromatique. Les cellules adipeuses ne renferment aucun autre élément nucléaire que leur gros noyau.

Jamais des amibocytes ou *Körnchenkugeln* ne pénètrent dans les cellules adipeuses ; ceux-ci n'englobent que quelques-uns des produits excrétés par les cellules. On retrouve chez la Mouche adulte un certain nombre de cellules adipeuses larvaires demeurées intactes et qui s'atrophient à mesure que se développe le tissu adipeux imaginal.

Pérez (01), chez les *Fourmis* et *Vespa crabro*, constate que les cellules adipeuses, au moment de la nymphose, se séparent; elles sont distendues par leur contenu, et leur très grande fragilité peut en amener la rupture dans les coupes. Les cellules se maintiennent pendant toute la nymphose, elles perdent peu à peu les globules nutritifs dont elles étaient remplies. Au cours de la vie nymphale, on peut observer d'une manière très sporadique des leucocytes à l'intérieur des cellules grasses, mais il ne semble pas qu'il faille attribuer à ce fait une grande importance physiologique.

En résumé, certains auteurs admettent que le tissu adipeux larvaire disparaît durant la période nymphale et forme un pseudovitellus qui sert à l'édification des tissus imaginaux.

Cette disparition aurait lieu :

Soit simplement par rupture des cellules, quelquefois après des modifications internes (Weismann, Kunckel, Ganin, Viallanes, de Bruyne, Karawaiev, Terre, Koschevnikov).

Soit par intervention de phagocytes (Kowalevsky, Rees, Lowne).

Mais Berlese ayant reconnu chez les *Muscides* que, dans bien des cas, l'on avait considéré comme noyaux des « pseudonuclei », de nouvelles observations faites par Berlese, Supino, Anglas, Henneguy, Pérez, ont montré que les cellules adipeuses larvaires se maintiennent durant toute la nymphose.

Cependant Anglas admet la disparition d'une certaine partie de ces cellules par lyocytose des cellules excréto-sécrétrices.

Observations. — J'ai observé les variations du tissu adipeux durant la nymphose dans les genres *Chironomus*, *Simulia* et *Gastrophilus*.

I. *Chironomus*. — Wielowiejski (86) et Miall et Hammond (00) divisent le tissu adipeux des larves des *Chironomes* en tissu externe et tissu interne, tous les deux d'apparence lobée. J'ai étudié avec détail toutes les parties de ce tissu.

Dans la région abdominale, le tissu interne qui entoure le tube digestif est formé d'un réseau très lâche avec de grandes cellules quadrangulaires à contours nettement limités. Leur protoplasme réticulé contient un ou deux noyaux sphériques renfermant de nombreux grains de chromatine (fig. 15, pl. II).

Le tissu externe (fig. 16, pl. II), d'apparence segmentée, est sous-hypodermique. Dans chaque lobe, les cellules constituent un réseau où l'on ne peut indiquer les limites cellulaires. Leur protoplasme est vacuolaire et présente de distance en distance des noyaux ovalaires. Sur le vivant, ce tissu adipeux est jaunâtre et, d'après Cuénot (91), il est probable que cette coloration est due à ce que c'est là le point d'élaboration de l'hémoglobine du sang. Dans les coupes, ce protoplasme se colore en violet par l'hémalun, plus fortement vers la région entourant les noyaux où, d'ailleurs, il paraît plus dense ; sur les bords, le protoplasme conserve une couleur jaunâtre.

Dans la région thoracique, les cellules adipeuses internes ou externes sont identiques entre elles ; elles sont de petite taille, formant des traînées irrégulières où les limites cellulaires sont peu distinctes. Leur protoplasme est jaunâtre, dense et présente de toutes petites vacuoles. Leur coloration jaunâtre permet de bien les distinguer de toutes les autres cellules et de les suivre dans leurs modifications ultérieures.

On retrouve une disposition analogue du tissu adipeux dans la région postérieure du corps de la larve, la région caudale ; les cellules sont quelquefois légèrement dissociées.

Contrairement à l'assertion de Miall et Hammond (00)

« que le tissu adipeux est en grande partie absorbé durant la nymphose », ce tissu ne subit chez le *Chironomus* que des transformations passagères dans certaines régions, mais jamais il ne subit aucune destruction.

Dans la région abdominale antérieure correspondant à la région mobile de la nymphe, le tissu adipeux ne se modifie pas; il passe intégralement de la larve à l'imago. Les transformations ont lieu seulement dans la région thoracique et la région caudale; là, on voit un tissu adipeux spécial qui, dès le début de la nymphose, se résout en éléments cellulaires.

La figure 17 (pl. II) indique ces modifications. A droite sont deux massifs *(ta)* de ces cellules adipeuses à protoplasme dense et jaunâtre. Les contours cellulaires n'apparaissent que vers la périphérie, la région centrale forme un véritable plasmode. Dans l'intérieur des cellules se trouvent de petites vacuoles.

Au sommet du massif supérieur, l'on voit se détacher des cellules *(ca)* qui ont la forme de petites amibes se déplaçant dans le liquide sanguin. Elles viennent se placer sur le muscle larvaire *(ml)*.

La figure 25 (pl. II) montre la pénétration de ces cellules dans le muscle, elles envoient des pseudopodes dans le myoplasme; leur protoplasme se modifie, se charge de granulations graisseuses qui apparaissent comme de petits points noirs dans les matériaux fixés au Flemming, et qui augmentent en même temps que se fait la pénétration dans le muscle.

L'apparition de ces granules graisseux est en relation directe avec la disparition des muscles; aussi, j'ai considéré, dans une première note, ces éléments adipeux comme des phagocytes. Mais n'ayant jamais vu l'incorporation directe de particules de substance, j'admets plus volontiers aujourd'hui que ce sont des trophocytes (Berlese) assimilant une partie des matériaux environnants, les conservant à l'état de graisse pour les élaborer plus tard.

Ces cellules adipeuses, après avoir incorporé les muscles

larvaires, viennent former, ainsi qu'on le verra plus tard, le tissu adipeux imaginal.

II. *Simulia.* — Chez la *Simulia*, je désignerai sous le nom de tissu adipeux :

1° Les cellules adipeuses proprement dites, formant une masse compacte de cellules comprimées les unes contre les autres, à contenu éosinophile et remplissant la majeure partie des espaces situés entre les organes internes, et 2° des cellules bourrées de pigment noirâtre et localisées soit sous l'épiderme, soit tout autour des ganglions nerveux et des principaux nerfs.

Dans la région abdominale, les cellules adipeuses se maintiennent intégralement ; la masse centrale, dont les éléments étaient remplis de granulations, se vide durant la nymphose sans que les cellules subissent aucune transformation.

Dans la région thoracique, ces cellules se disloquent, s'arrondissent, deviennent libres, se répandent dans tout le corps, et se placent souvent au voisinage des muscles larvaires en dégénérescence ; quant aux cellules pigmentaires, elles s'isolent de même, émigrant souvent dans la partie profonde du corps.

Les modifications subies par le tissu adipeux de la *Simulia* rappellent, en beaucoup de points, celles du même tissu chez le *Chironomus*.

Il n'en est plus de même chez les *Muscides* et les *Œstrides* où il se forme un nouveau tissu imaginal.

III. *Gastrophilus.* — Les cellules adipeuses de ce Diptère subissent des modifications beaucoup plus grandes que celles des *Muscides*.

Tandis que chez ceux-ci le tissu adipeux larvaire se maintient durant toute la métamorphose et se retrouve encore en partie dans l'adulte ; chez le *Gastrophilus*, ce tissu disparaît à la fin de la nymphose pour faire place à des cellules adipeuses de nouvelle formation.

Dans l'évolution du tissu adipeux, nous devrons donc envisager deux formations, complètement indépendantes l'une de l'autre : le tissu adipeux larvaire et le tissu adipeux imaginal. C'est du premier que je m'occuperai exclusivement dans ce paragraphe.

L'évolution de ce tissu comprend deux périodes : une période de formation et de croissance s'étendant de l'état embryonnaire jusque vers la fin de la nymphose à laquelle fait suite une période de dégénérescence qui va jusqu'à la sortie de l'imago.

N'ayant pas étudié des œufs ou des larves du premier stade, je ne puis fournir aucun renseignement sur la formation du tissu adipeux et ses modifications durant les premiers stades larvaires.

Chez de très jeunes larves recueillies au mois de septembre, dans l'estomac de chevaux, ce tissu apparaît formé de petites cellules arrondies avec un noyau central contenant de nombreux nucléoles. Leur protoplasme est constitué par un réseau assez dense où l'on distingue quelques filaments protoplasmiques radiaires se colorant plus vivement que le reste de la cellule. La graisse s'amasse dans de petites vacuoles situées en assez grand nombre dans l'intérieur de chaque cellule.

Les cellules à ce stade ont 64 μ de diamètre ; elles grossissent tout en conservant leur forme sphérique ou légèrement ovoïde ; à la fin de la période larvaire, elles ont 200 μ de diamètre.

Durant les quinze premiers jours de la nymphose, ces cellules continuent à se développer, en augmentant de volume ; le quinzième jour elles ont en moyenne 320 μ de diamètre. Leur protoplasme a alors l'aspect réticulé ; la paroi de ce réseau contient un grand nombre de très petites granulations albuminoïdes, en majeure partie éosinophiles, mais dont quelques-unes se colorent en violet par l'hémalun.

Dans la région de la tête et du thorax, les cellules adipeuses indépendantes les unes des autres conservent leur forme

sphérique ; mais dans la région abdominale, à côté de ces cellules sphériques libres, on trouve une masse formée de cellules juxtaposées remplissant presque entièrement la cavité abdominale.

La dégénérescence des cellules adipeuses commence, dans la région antérieure, dès le dixième jour de la nymphose. Certaines de ces cellules (fig. 19 pl. II) présentent à ce moment un protoplasme renfermant des amas de granulations qui se colorent en rouge par l'éosine et en noir par l'hématoxyline ferrique. Ces granulations sont de très petites dimensions et ne peuvent être confondues avec des noyaux ; elles remplissent quelquefois toute la cellule ; dans ce cas, celle-ci perd son contour, son protoplasme devient diffluent sur les bords et la cellule paraît être en voie d'atrophie. Dans d'autres cellules, ces granulations viennent se localiser à la périphérie, il se forme en ce point un bourgeon protoplasmique dans lequel s'amassent les granulations et, après avoir atteint une certaine dimension, ce bourgeon se resserre à la base (fig. 20, pl. II, *s)* et, finalement se sépare de la cellule adipeuse. Ce bourgeon ne contient aucun élément nucléaire, c'est une masse généralement sphérique, remplie de granulations et qui est émise par beaucoup de cellules adipeuses vers le milieu de la nymphose. Cette masse, soit au moment de sa formation, soit lorsqu'elle devient libre, est souvent entourée par des phagocytes qui pénètrent dans son intérieur ; mais ce fait n'est pas général et bien souvent, dans le liquide sanguin, j'ai observé de telles sphérules complètement intactes et sans juxtaposition de phagocytes.

Berlese (99) représente, figure 4, page 57, une cellule adipeuse (trophocyte) de la *Calliphora* émettant un pseudopode qui, d'après lui, servirait à l'absorption des substances contenues dans le liquide sanguin. J'ai observé, chez le *Gastrophilus*, des figures tout à fait analogues, mais il me paraît impossible d'y voir autre chose que le début de la formation de ces sphérules (fig. 20, pl. II, *s)*.

Ces cellules, qui émettent ainsi des sphérules, n'ont subi qu'une dégénérescence partielle et rejettent dans ces amas sphériques les parties dégénérées, pour reprendre ensuite leur état antérieur ; elles sont faciles à distinguer des cellules en complète histolyse, puisque celles-ci présentent toujours dès le début un grand nombre de granulations.

Ces faits sont surtout bien visibles dans la région thoracique. Dans la région abdominale une grande partie des cellules adipeuses perdent de plus en plus leur individualité, et leur ensemble constitue un véritable réseau au sein duquel vont se développer les organes génitaux ; d'autres cellules, dans cette région, se maintiennent jusqu'à la fin de la nymphose sans subir de grandes modifications.

Dans une pupe du vingtième jour, les cellules adipeuses de la région céphalique et thoracique disparaissent par dégénérescence, cédant leur place aux tissus imaginaux (muscles, nouveau tissu adipeux).

La figure 23 (pl. II) représente deux cellules adipeuses *(ca)*, de la région thoracique, à cet état. Elles sont devenues flasques, et, tout en conservant leur diamètre antérieur, elles se sont vidées ; leurs contours s'effacent après la disparition de la membrane protoplasmique. A l'intérieur de la cellule, les vacuoles s'agrandissent et sont plus nombreuses, les granulations envahissent les mailles du réseau.

Dans beaucoup de cellules adipeuses larvaires, la dégénérescence continue ainsi et les différentes portions de la cellule s'estompent peu à peu et finalement disparaissent ; mais dans d'autres cellules, en même temps que cette dégénérescence a lieu, l'on voit pénétrer des leucocytes, à protoplasme réticulé, qui, sans englober des particules de la cellule s'avancent progressivement dans son intérieur et en même temps augmentent de volume. Ces leucocytes semblent puiser directement dans les éléments en dégénérescence les substances nécessaires à leur accroissement.

Dans la nymphe du *Gastrophilus*, la pénétration de leucocytes dans l'intérieur des cellules adipeuses a bien lieu, et j'ai

pu nettement l'établir en employant la méthode de coloration de Flemming sur des matières fixées au liquide de Flemming. Dans ce cas, la cellule adipeuse présente un protoplasme bourré de granulations colorables, en majeure partie par l'orange ; quelques granulations et le contour protoplasmique des vacuoles sont violets. Quant aux leucocytes, ils sont facilement reconnaissables à leur protoplasme réticulé, coloré en violet, présentant en certains points des vacuoles de grandes dimensions. Les noyaux de ces corpuscules sanguins sont nettement visibles avec leur cordon chromatique bleu violacé, et leur nucléole rouge. Il n'y a là aucun doute, les leucocytes pénètrent bien dans les cellules adipeuses, mais au moment où ces cellules sont en voie de dégénérescence ; et ces éléments migrateurs n'ont plus, en général, l'aspect de *Körnchenkugeln*, au moment de leur pénétration.

Je n'ai pu étudier les modifications des cellules adipeuses de la région abdominale que chez des femelles, que j'ai fixées et colorées par les méthodes de Flemming. Dans la région abdominale, les glandes génitales se développent sous la forme de longues traînées protoplasmiques multinucléées. Ces cordons ovariens pénètrent entre les masses réticulées des cellules adipeuses en même temps que des *Körnchenkugeln*. Les cellules adipeuses n'ont plus leur contours nets ; leur protoplasme est chargé de granulations ; leurs bords sont entamés en plusieurs points par des *Körnchenkugeln*, mais ils le sont encore plus profondément par des follicules ovariens.

La figure 22 (pl. II) représente deux masses ovariennes empiétant sur deux cellules adipeuses. Ces masses, au contact de la cellule adipeuse, ont leur protoplasme plus fortement coloré en violet que dans les autres régions, et leurs contours irréguliers, pénétrant assez avant dans la cellule adipeuse dégénérée, indiquent qu'elles se développent aux dépens de la substance de ces cellules larvaires.

Chez le *Gastrophilus*, durant la nymphose, les cellules adipeuses larvaires dégénèrent par elles-mêmes et, aux dépens

de leur subtance modifiée, se développent soit les leucocytes soit les glandes génitales.

En résumé, chez les Diptères on trouve, au sujet de l'étude du tissu adipeux durant la nymphose, plusieurs dispositions.

Chez des Diptères inférieurs, comme ceux des genres *Culex*, *Simulia*, *Chironomus*, les éléments adipeux se maintiennent intégralement de l'état larvaire à l'état adulte. Ils peuvent subir des migrations et servir quelquefois à l'histolyse des éléments larvaires.

Chez des *Muscides (Calliphora*, *Lucilia)*, les cellules adipeuses larvaires se maintiennent durant toute la nymphose, jouant à ce moment le rôle de trophocytes et disparaissant chez l'adulte.

Enfin, chez le *Gastrophilus*, ces cellules adipeuses larvaires, après s'être développées jusqu'au milieu de la période nymphale, subissent une dégénérescence et servent à l'édification de nouveaux tissus.

Le *Gastrophilus*, au point de vue de l'évolution du tissu adipeux, nous présente donc le type le plus évolué parmi les Diptères actuellement connus.

HISTOGENÈSE

Historique. — La formation du tissu adipeux imaginal a été beaucoup moins étudiée que l'histolyse du tissu larvaire.

Lowne (92) observe que les cellules adipeuses de l'imago diffèrent de celles de la larve parce qu'elles sont fréquemment multinucléées. Bütschli, Claus, Bolles Lee les font dériver des cellules en chapelet multinucléées semblables à celles décrites par Weismann dans la larve. Lowne, d'après ses propres recherches, arrive aux mêmes conclusions sauf que les grandes cellules larvaires en chapelet subissent certainement l'histolyse dans la nymphose bien que d'autres et semblables chaînes de celules multinucléées apparaissent dans le jeune imago.

Berlese (99) conclut que : chez les Diptères les moins élevés

(Tipulides; Culicides) le tissu adipeux larvaire se conserve encore chez l'adulte.

Et que chez les *Brachycères* et les *Pupipares*, ainsi que chez les *Némocères* supérieurs, le tissu adipeux imaginal est de nouvelle formation.

En 1900, il résume ses observations chez les Metabola, en disant que, chez les seuls Diptères supérieurs et chez quelques Diptères inférieurs, apparait un nouveau tissu adipeux imaginal ; pour les autres Insectes, les cellules adipeuses larvaires persistent aussi chez l'adulte où elles forment le panicule adipeux.

Le nouveau tissu imaginal provient des nuclei musculaires larvaires qui se multiplient ; tandis que, chez les autres Insectes, ces nuclei deviennent les noyaux des muscles imaginaux, chez les Diptères supérieurs, ils dégénèrent, deviennent des éléments adipeux. Supino (00) n'admet pas ce mode d'origine du nouveau tissu imaginal : pour lui, il dériverait non des nuclei musculaires larvaires, mais bien des cellules mésenchymateuses qui, d'abord éparses dans le corps, viennent se réunir pour construire les strates de tissu imaginal.

Henneguy (00) admet la formation d'un tissu adipeux imaginal chez les *Muscides* mais il n'indique pas son origine.

Anglas (00) chez les Hyménoptères, constate que le tissu adipeux larvaire donne le tissu adipeux imaginal.

Koschevnikov (00), dans de jeunes pupes d'Abeille, trouve le corps adipeux en désagrégation histolytique et, chez une pupe à chitine jaune clair, le corps adipeux imaginal est entièrement formé. L'auteur croit que les noyaux des cellules adipeuses se conservent, donnant directement ceux de l'adulte et qu'autour de ceux-ci les petits granules se rassemblent pour former de nouvelles cellules. Les petits granules qu'il voit dans l'intérieur des cellules imaginales de très jeunes abeilles sont identiques à ceux qui se développent dans les cellules adipeuses larvaires.

Observations. — Chez la *Simulia*, je trouve peu de changements dans le tissu adipeux larvaire. Dans la région abdominale ce tissu passe sans aucune modification à l'adulte ; dans la région thoracique les éléments, devenus libres pendant la nymphose, se localisent à nouveau. Quelques cellules pigmentaires se maintiennent encore autour du tissu nerveux, un grand nombre se placent sous l'hypoderme et enfin quelques-unes se disposent dans la région céphalique vers les nerfs optiques ; elles servent probablement à fournir le pigment aux cellules pigmentaires des yeux composés.

Chez le *Chironomus*, on trouve des faits presque identiques. Dans la région abdominale, le tissu larvaire se maintient durant toute la nymphose et passe chez les jeunes adultes sans aucune modification.

Dans la région thoracique, comme dans la région caudale, les cellules jaunâtres après s'être chargées de granulations graisseuses, ou se maintiennent dans le voisinage du tube digestif, ou bien émigrent vers l'hypoderme, où elles s'assemblent à nouveau pour donner le tissu imaginal. Les figures 14 et 18 représentent ces cellules larvaires thoraciques déjà en partie disposées sous l'hypoderme, quelques-unes ont encore leur forme amœboïde et viennent seulement de s'accoler à la masse des autres cellules.

Ainsi chez la *Simulia* et le *Chironomus*, le tissu adipeux imaginal dérive directement du tissu adipeux larvaire ; chez le *Gastrophilus*, ce tissu disparaît et est remplacé par un ensemble d'éléments de nouvelle formation.

Ce nouveau tissu commence à se former vers le vingtième jour de la nymphose. A ce moment le tissu adipeux larvaire se flétrit et disparaît ; dans beaucoup de ses cellules pénètrent des leucocytes, mais sans que ceux-ci se chargent de fragments des cellules dégénérées. Pendant que le tissu adipeux larvaire forme des plages de dégénérescence, les *Körnchenkugeln* perdent leurs débris de tissus, semblent se vider, leur protoplasme réticulé devient de plus en plus net. Cette disparition

des particules ingérées a lieu en même temps qu'un accroissement de volume des *Körnchenkugeln*.

La figure 13 (pl. I) représente un de ces *Körnchenkugeln* en grande partie vidé, où le protoplasme (coloré par la méthode de Flemming) constitue un réseau à filaments bleuâtres, sa taille est plus considérable que celle d'un leucocyte larvaire. Dans la région céphalique d'une nymphe de vingt à vingt-cinq jours, j'ai trouvé de semblables cellules trois fois plus grandes que les *Körnchenkugeln* d'une nymphe de quinze jours. Elles se placent entre les différents organes et constituent le nouveau tissu imaginal (fig. 21, pl. II).

Chez un jeune imago venant de sortir de sa case pupale, le volume des *Körnchenkugeln* est décuplé. Ils perdent alors leur structure primitive, leur protoplasme devient très vacuolaire, formant un réseau à larges mailles au centre duquel se trouve le noyau.

Dans cet adulte on trouve des cellules de taille très différentes. Ces différences s'expliquent très bien, l'accroissement n'ayant pas eu lieu de la même façon pour toutes les cellules.

Ainsi, chez les *Gastrophilus*, les cellules adipeuses imaginales ne sont que des *Körnchenkugeln* qui se sont accrus probablement aux dépens soit de leur contenu, soit des cellules adipeuses larvaires dans lesquelles ils ont pénétré.

D'ailleurs Berlese admet que, dans la période larvaire, les leucocytes peuvent donner le tissu adipeux et, que pour la *Calliphora*, le tissu adipeux imaginal dérive de cellules musculaires larvaires.

Je n'ai jamais constaté de passage entre les cellules musculaires larvaires et le tissu adipeux de l'adulte, je ne puis l'admettre pour le *Gastrophilus*, d'ailleurs Supino le conteste pour la *Calliphora*.

Résumé — 1° Chez les Diptères inférieurs *(Culex*, *Simulia*, *Chironomus)*, les éléments adipeux se maintiennent intégralement de l'état larvaire à l'état adulte.

Les cellules adipeuses de la région thoracique, au début de la nymphose, deviennent mobiles, et chez le *Chironomus* elles servent de trophocytes, puis elles constituent du tissu adipeux imaginal.

2° Chez le *Gastrophilus*, les cellules adipeuses se développent progressivement du jeune état larvaire au milieu de la nymphose ; elles subissent ensuite une dégénérescence. A ce moment un grand nombre de ces éléments se chargent de granulations qu'ils rejettent sous forme d'amas sphériques ; les leucocytes peuvent pénétrer dans leur intérieur, mais sans avoir un rôle important dans leur histolyse.

Dans la région abdominale, quelques cellules adipeuses se maintiennent sans beaucoup de modifications jusqu'à la fin de la nymphose, le plus grand nombre forment un réseau aux dépens duquel se développent les glandes génitales femelles.

3° Le tissu adipeux imaginal du *Gastrophilus* provient des *Körnchenkugeln* qui ont perdu leurs inclusions et qui se sont fortement accrus.

HYPODERME

PARTICULARITÉS DE L'HYPODERME LARVAIRE

L'hypoderme a pour rôle principal de protéger la larve, en produisant l'enveloppe externe de chitine.

La couche de chitine des larves de Diptères a été peu étudiée.

Viallanes (82), chez le Stratiomys, indique qu'elle est fortement imprégnée de calcaire et qu'elle a l'apparence d'une mosaïque, dont chaque portion surmonte une cellule.

Bengtsonn (97), chez les larves âgées de *Phalacrocera replicata*, trouve que la coloration du corps est due à la présence, sur la partie externe de la cuticule, d'une mince couche périphérique ayant l'apparence d'une membrane épithéliale et qu'il désigne sous le nom de lamelle pigmentaire (Pigmentlamelle). Les pseudo-noyaux ne sont que des différenciations de la surface externe, autour desquelles se répartit le pigment. Cette *pigmentlamelle* n'existe pas chez les jeunes larves.

La surface du corps de la *Phalacrocera* est recouverte de prolongements filiformes, dans lesquels se continue jusqu'au sommet la cavité du corps.

Wandolleck (99) décrit, dans la larve de *Platycephala*, une cuticule homogène formée d'une couche externe mince et compacte et d'une couche interne peu dense et peu réfringente.

Hecht (99), chez le *Microdon*, observe trois couches distinctes dans la cuticule : une couche externe très mince, brunâtre, formant le revêtement de tous les accidents de la surface ;

une moyenne plus épaisse, réfringente, se colorant vivement par les réactifs; enfin, une interne plus épaisse que la moyenne, se moulant sur elle, se colorant faiblement par les réactifs et souvent d'une façon différente. Cet auteur rappelle que c'est là une disposition identique à celle que Duboscq a signalé chez les Chilopodes. Il étudie les formations chitineuses, sorte de poils assez variés comme forme et comme disposition.

Enderlein (99), en s'occupant de l'appareil respiratoire du *Gastrophilus equi* signale quelques particularités de la cuticule.

Les nombreuses larves de Diptères que j'ai étudiées, m'ont toujours montré une cuticule identique à celle que Hecht a décrite chez le *Microdon*. Les trois régions ne sont pas toujours très visibles et, dans bien des cas, la région moyenne est très peu développée et semble faire défaut.

La figure 38, planche III, représente le piquant d'une jeune larve du *Gastrophilus*. La cuticule est très développée en ce point et comprend une portion inférieure lamelleuse *(pl.)* au-dessus de laquelle est une mince couche jaunâtre *(p. m)* peu développée et recouverte par la partie tout à fait externe *(pe)*. Celle-ci est dense, de couleur brunâtre et a un grand développement au sommet du piquant.

Cette figure indique aussi les relations qui existent entre la forme des cellules hypodermiques et les productions tégumentaires. Les cellules hypodermiques de la larve d'Œstre sont allongées, légèrement renflées au niveau du noyau. Celui-ci est à peu près au centre de la cellule. Les cellules *(c)* qui produisent les piquants sont fortement surélevées par rapport aux cellules voisines et ont une forme triangulaire. Du côté externe, leur protoplasme constitue une pointe s'engageant dans la cavité du poil.

Ces relations sont encore bien mieux marquées dans les spinules des larves d'Anthomyia (fig. 37, pl. III).

Ces spinules, décrites extérieurement par Léon Dufour, sont formées d'un axe central *(a)*, portant de chaque côté des ramifications latérales *(r)* opposées les unes aux autres. Une coupe

longitudinale d'une de ces spinules montre à l'insertion de cet appendice un massif de cellules *(cc)* envoyant de très longs prolongements dans toutes les ramifications. Ces prolongements sont nombreux dans l'axe de l'appendice, mais dans chacune des ramifications il n'en existe qu'un seul constituant la partie centrale de ces branches. Les prolongements protoplasmiques sont entourés par les productions chitineuses.

C'est surtout la région lamelleuse de la cuticule qui a le plus grand développement; elle constitue, à elle seule, l'axe de la spinule et dans les branches latérales elle constitue aussi la partie principale du squelette, mais elle est ici recouverte par les deux autres couches.

La constitution de ces appendices permet de comprendre la formation de ces treillis chitineux, doublant les plaques stigmatiques de la larve d'Œstre et constituant un tissu aréolaire.

Ces productions, signalées par Scheiber et étudiées plus en détail par Enderlein, quoique très ramifiées, portent dans leur région centrale des prolongements protoplasmiques dérivant des cellules hypodermiques. Dans ce tissu aréolaire, ces cellules produisent des expansions protoplasmiques bien plus développées que celles que j'ai signalées dans les spinules d'Anthomyia.

HISTOLYSE ET HISTOGÉNÈSE DE L'HYPODERME

Historique. — Weismann (64) décrit la disparition des cellules hypodermiques, dans les premiers segments de la larve. Le contenu cellulaire se charge de granulations sombres, un liquide aqueux s'amasse entre la membrane et le contenu, puis la membrane se crève et le contenu sort et se disperse.

Viallanes (82) admet que :

Ainsi que l'ont montré Weismann et Ganin, au moment de la métamorphose, l'hypoderme larvaire des quatre premiers segments se dessèche et tombe.

L'hypoderme larvaire n'est point immédiatement remplacé

par l'hypoderme imaginal, mais par une cuticule mince qui, à elle seule, assure pendant quelque temps la clôture de la cavité du corps et qui paraît n'être autre chose, que la membrane basale, un peu épaissie de l'hypoderme larvaire.

Kowalevsky (87) et van Rees (89) ont observé la disparition de l'hypoderme larvaire des *Muscides* par l'action des leucocytes agissant comme phagocytes. En même temps que cette destruction s'opère, les disques imaginaux prolifèrent peu à peu, de telle sorte, qu'il n'y a jamais discontinuité dans l'hypoderme.

De Bruyne (98) confirme, en grande partie, les observations de van Rees. Les cellules hypodermiques sont, au début de la nymphose, creusées de vacuoles et subissent un commencement de dégénérescence puis, à ce moment, a lieu l'attaque des phagocytes et la destruction des cellules larvaires.

Pour Lowne (92), l'hypoderme larvaire disparaît de bonne heure sous l'influence des leucocytes, puis il se substitue à celui-ci, entre les disques imaginaux, enfermés encore dans leur capsule, des cellules provenant probablement de leucocytes et formant l'enveloppe de la pronymphe et que l'auteur désigne sous le nom de *Paraderme*. Celui-ci sera absorbé plus tard par l'épiblaste des disques.

Anglas (00) admet, chez les Hyménoptères, que le protoplasme de l'ancien hypoderme subit une dégénérescence, devient vacuolaire, surtout à la partie inférieure des cellules où il se produit comme un décollement de la membrane basilaire. Il n'a jamais vu de leucocytes pénétrer dans l'hypoderme larvaire ou en englober des fragments. Le tissu de remplacement s'avance en incorporant ce qui reste du tissu larvaire. Le protoplasme des anciennes cellules est donc absorbé, digéré et assimilé; quant aux noyaux larvaires, ils ne présentent à aucun moment des signes de dégénérescence, et cet auteur pense qu'ils ne disparaissent pas, mais au contraire se multiplient.

Berlese (00), dans ses conclusions sur la phagocytose, soutient formellement que jamais, à aucun degré, les phagocytes

n'interviennent dans la destruction de l'hypoderme et que la pénétration de ceux-ci a lieu simplement pour l'insertion des muscles.

Observations. — L'observation des pupes du *Chironomus* et de la *Simulia* ne m'a donné que peu de résultats. La petitesse des éléments hypodermiques rend l'histolyse et l'histogénèse très difficile à étudier. Jamais je n'ai observé de phagocytes dans cet hypoderme.

Le *Gastrophilus*, au contraire, à cause de la beauté de ses éléments hypodermiques, est un très bon sujet d'étude de ces phénomènes; la figure 36 (pl. III) est la reproduction exacte d'une de mes préparations, elle synthétise assez bien l'ensemble de l'histolyse et de l'histogénèse de l'hypoderme.

Au début de la nymphose, le protoplasme des cellules larvaires se vacuolise. Le bord interne de ces éléments devient dentelé, crénelé et se fragmente en des sphérules, qui se colorent vivement par l'hémalun. Le protoplasme a donc subi une dégénérescence et c'est dans des cavités de celui-ci que l'on trouve des *Körnchenkugeln* bourrés déjà de débris d'autres tissus.

Quant aux noyaux larvaires, ils subissent, eux aussi, une dégénérescence. Ils se vacuolisent, s'hypertrophient; leur chromatine, ou bien se fragmente, ou bien s'assemble en amas irréguliers et deviendront ensuite la proie des phagocytes.

Les phagocytes interviennent bien dans la destruction de l'hypoderme larvaire, car dans les *Körnchenkugeln*, à côté des plages éosinophiles, provenant de la digestion de débris d'autres tissus, se voient bientôt des plages se colorant vivement par l'hémalun et provenant de l'incorporation par ces éléments de fragments de l'hypoderme larvaire.

Les leucocytes se placent de bonne heure sous l'hypoderme larvaire, mais jamais je n'ai vu la formation d'un paraderme, comme l'indique Lowne, pour *Calliphora*, quoique souvent ces leucocytes forment, en des points, des amas assez considérables.

La dégénérescence du protoplasme et du noyau des cellules larvaires commence toujours, avant l'intervention des phagocytes et, dans certaines cellules, j'ai pu assister à leur dislocation complète sans pénétration de leucocytes; la membrane basilaire, légèrement séparée de la cellule en histolyse, était intacte et tout l'élément, protoplasme et noyau, était fragmenté et modifié. Ce dernier exemple me permet d'affirmer que les phagocytes, n'interviennent que d'une façon secondaire dans la chûte de l'hypoderme larvaire.

Les noyaux larvaires subissant l'histolyse et étant, en général, phagocytés, ne servent nullement à l'édification du nouvel hypoderme. Celui-ci provient exclusivement de l'extension des disques imaginaux. L'hypoderme imaginal s'étend peu à peu sur l'hypoderme larvaire en histolyse. Cette histolyse est, quelquefois, très avancée et souvent, avant le recouvrement, les cellules larvaires, ne sont plus représentées que par une très faible paroi externe, peut-être est-ce là la cause de l'interprétation de Viallanes ?

La figure 36 indique l'ensemble de l'histolyse et de l'histogénèse de l'hypoderme. En *l*, sont les cellules larvaires en dégénérescence à protoplasme vacuolaire et à noyau en chromatolyse; sur leur bord interne, de nombreux *Körnchenkugeln (k, k)* les entament et s incorporent leur substance. En *l'* est figurée une cellule larvaire, attaquée par les phagocytes et émettant des sphérules *(s)* vers sa partie profonde, tandis qu'elle sera recouverte extérieurement par les cellules imaginales *(i, i)*.

Dans ce nouvel hypoderme, toutes les cellules sont d'abord identiques, de petite taille et se colorant très vivement par l'hémalun, constituant, par leur ensemble, une membrane de peu d'épaisseur. Cependant, dans certaines régions, surtout vers le point de départ des disques imaginaux, ces cellules sont disposées sur plusieurs couches, dans l'intérieur desquelles l'on trouve souvent des *Körnchenkugeln*.

Les cellules imaginales s'allongent ensuite dans le sens radial pour constituer l'hypoderme définitif.

Dans la région d'insertion des muscles, l'allongement est exagéré. Comme l'indique la figure 40 (pl. III), les noyaux se trouvent reportés assez profondément. La cellule épithéliale, en s'étirant, laisse une portion externe constituant la partie épithéliale *(p)*, qui est reliée par un long pédicelle au protoplasme entourant le noyau.

D'autres cellules se différencient dans l'hypoderme imaginal, ce sont celles qui produiront les poils de l'adulte.

Ces cellules se distinguent des autres cellules épithéliales par leur forme arrondie et leur position plus superficielle au début de leur différenciation.

PARTICULARITÉS DE L'HYPODERME IMAGINAL

Cet hypoderme, comme l'indique la figure 39, pl. III, est formé d'un épithélium cylindrique à cellules cinq fois plus hautes que larges. Ces cellules sécrètent une cuticule où l'on retrouve les trois couches que j'ai déjà décrites chez la larve ; la couche lamelleuse est la plus développée. Mais les particularités les plus intéressantes sont fournies par les poils et les cellules productrices de ces poils.

Le corps de l'adulte est recouvert de poils assez longs entre lesquels se trouvent de fins prolongements chitineux. En coupe transversale, les poils sont cannelés, et dans leur partie centrale se trouve un filament axial qui, probablement, est protoplasmique.

A la base, ce poil s'insère dans une couronne provenant du reploiement des couches cuticulaires externes et formant un bourrelet annulaire, séparant le poil des cellules hypodermiques.

Les cellules productrices du poil sont au nombre de deux, emboîtées l'une dans l'autre. La cellule inférieure, en forme de croissant, est entourée par des cellules peu modifiées de l'épithélium imaginal. La cellule supérieure est enfermée dans

la concavité de la cellule basilaire, elle est allongée et en continuité directe avec le poil. Les noyaux de ces deux cellules glandulaires sont bien plus gros que ceux des autres cellules épithéliales et ont un nucléole bien apparent.

Lowne (92), dans la *Calliphora* adulte, dessine des poils ayant à leur base une seule cellule trichogénique, entre ces poils sont de fins filaments chitineux. La cellule trichogénique est très développée, mais l'appareil pileux ne présente nullement la complication que je viens de décrire chez le *Gastrophilus*. L. Blanc (89) a décrit, chez le Ver à soie, un appareil pileux assez compliqué, comprenant une partie centrale formée de deux grosses cellules donnant naissance au poil, et dont la sécrétion s'accumule dans la cavité circonscrite par ces cellules glandulaires, et, autour de cette glande, une couche périphérique d'éléments fusiformes, constituant la zone génératrice de la couronne du poil. Au point de vue de la complication, l'appareil pileux du *Gastrophilus* est intermédiaire, à ces deux appareils.

Résumé. — 1° Les productions épineuses des larves de Diptères (piquants du *Gastrophilus*, spinules de l'*Anthomyia)* présentent toujours dans leur partie centrale des expansions protoplasmiques des cellules hypodermiques.

2° Chez le *Gastrophilus*, au moment de la nymphose, l'hypoderme larvaire subit une dégénérescence (vacuolisation, chromatolyse). De nombreux leucocytes interviennent comme phagocytes, dès le début de cette histolyse, mais leur rôle n'est que secondaire dans la disparition de cet hypoderme, dont certaines cellules dégénèrent sans phagocytose.

3° L'hypoderme imaginal se développe aux dépens des disques en recouvrant l'hypoderme larvaire en dégénérescence. Dans cet hypoderme de l'adulte se différencient des organes producteurs de poils formés de deux cellules emboîtées l'une dans l'autre.

TISSU MUSCULAIRE

PARTICULARITÉS DU TISSU MUSCULAIRE LARVAIRE

Historique. — Weismann (64) décrit la structure des faisceaux primitifs de la larve de la *Mouche*. Le faisceau primitif est enveloppé d'un sarcolemne à l'intérieur duquel existe une masse contractile striée, entre elle et le sarcolemne se trouve un protoplasme granuleux dans lequel sont plongés de nombreux noyaux musculaires.

Viallanes (82) trouve, dans des coupes transversales de faisceaux primitifs, que la masse contractile présente le dessin caractéristique des champs de Cohnheim ; la substance contractile est donc formée par une réunion de colonnettes.

Les noyaux ne sont pas tous situés, comme le pensait Weismann, entre le sarcolemne et la masse contractile, mais beaucoup sont placés au sein même de cette masse, entre les colonnettes qui s'écartent pour les loger.

Les faisceaux primitifs, chez le *Stratiomys*, ont de grandes dimensions.

Hecht (99) s'occupe surtout des insertions musculaires sur le tégument dans la larve du *Microdon*.

Enderlein (99) étudie la musculature des larves d'*Œstridés*. Il y distingue des faisceaux musculaires entourés de sarcolemne dont les insertions sur la cuticule et les cellules hypodermiques ont lieu ainsi que Janet l'a montré pour l'*Abeille*, la *Guêpe* et les *Fourmis*. Les noyaux sont en deux places : tantôt ils sont situés à l'intérieur des fibrilles, comme cela a lieu chez un grand nombre d'Insectes (Hyménoptères, Coléop-

tères), tantôt ces noyaux sont en dehors des faisceaux de fibrilles, vers le sarcolemne, comme ceux des muscles d'animaux plus élevés. La plupart des muscles des *Œstridés* se rapportent à ce dernier cas.

Dans les fibrilles, les disques de Bowmann, bien séparés, sont formés d'une substance anisotrope au milieu de laquelle apparaît une fine ligne transversale, le disque de Hensen. Cette substance anisotrope est entourée d'une couche relativement plus épaisse de substance isotrope faiblement colorable. Dans cette dernière substance, entre deux disques de Bowmann, apparaît une forte ligne sombre représentant le disque de Krause.

Dans tous les cas, ce disque de Krause est en relation avec le sarcolemne.

Observations. — Au début de mes études sur les *Œstridés* j'avais été frappé par cette particularité musculaire.

La fixation par un mélange de bichromate de potassium et d'acétate de cuivre et la coloration à l'hémalun m'avait permis de bien mettre en relief la double striation indiquée dans les travaux de van Gehuchten et la relation existant entre les disques de Krause et le sarcolemne.

La fixation au Flemming et la coloration à l'orange m'a donné les mêmes figures que celles d'Enderlein, mais la séparation en fibrilles longitudinales était bien marquée, alors que cet auteur ne l'indique pas dans ses figures.

Les muscles de cette larve ne sont pas les seuls présentant une relation bien nette entre les disques de Krause et le sarcolemne.

Dans le genre *Anthomyia* (fig. 27, pl. II), le sarcoplasme *(sp)* est placé sur l'un des côtés du myoplasme. Celui-ci se décompose en fibrilles longitudinales (fig. 28). Chaque fibrille présente de distance en distance les disques de Bowmann ; le disque de Hensen n'est pas visible dans toutes les préparations. Le disque de Krause *(dk)*, dans la région des fibrilles, apparaît

en pointillé, mais dans le sarcoplasme, il se continue en ligne presque droite jusqu'au sarcolemne. C'est entre deux de ces disques infléchis que se trouve placé le noyau *(n)*.

Le disque de Krause et le sarcolemne *(sl)*, soit chez l'*Anthomyia*, soit chez le *Gastrophilus*, se comportent de la même façon vis-à-vis des réactifs et surtout des colorants, mais chez le *Gastrophilus*, les disques de Krause se ramifient dans le sarcoplasme, tandis qu'ils restent indivis chez l'*Anthomyia*.

Chez une *Psychoda* (fig. 24, pl. II), quoique les éléments soient de plus petite taille, j'ai retrouvé la même disposition : les disques de Krause se continuent directement jusqu'au sarcolemne.

Une structure analogue existe dans les muscles des genres *Tanypus* et *Chironomus*. Cette particularité n'a pas été signalée par Miall et Hammond dans leur monographie.

D'après ces quelques observations, la relation entre le disque de Krause et le sarcolemne semble être générale chez les larves de Diptères, je l'ai signalée chez des larves céphalées comme chez des larves acéphalées. Chez le *Stratiomys*, le sarcoplasme étant très peu développé, il est alors difficile de voir la continuation de ce disque de Krause dans cette portion du muscle.

ÉTUDE DU TISSU MUSCULAIRE DURANT LA NYMPHOSE [1]

HISTOLYSE

Historique. — Weismann (64) constate que chez la *Musca* et la *Sarcophaga*, tous les muscles larvaires disparaissent.

Leur striation transversale s'efface ; plus tard, les noyaux et le contenu contractile se transforment en une masse finement granuleuse mise en liberté par la rupture du sarcolemne.

Chez la *Corethra*, cet auteur (66) constate que la plupart des muscles restent intacts.

[1] Je laisserai, dans cet aperçu, les muscles du tube digestif que j'étudierai plus loin au chapitre « *Tube digestif* ».

Ganin (75) observe une dégénérescence sur place. La masse contractile se fragmente longitudinalement, se réduisant plus tard en petites boules. Le nucléole grossit, remplit bientôt tout le noyau qui prend alors l'aspect de balle. Les noyaux disparaissent, probablement par dégénérescence. Les produits de la décomposition sont charriés passivement dans les diverses parties du corps de la nymphe.

Viallanes (82) conclut que les fibres musculaires de la larve disparaissent toutes au début de la vie nymphale suivant deux modes :

L'un que l'auteur désigne sous le nom d'histolyse par évolution régressive et qui est caractérisé par la prolifération du noyau musculaire et la naissance d'un grand nombre d'éléments (granul s roses) qui se multiplient activement, et devant l'envahissement de ces nouveaux éléments, la masse contractile disparaît.

L'autre, l'histolyse par dégénérescence, est marqué par la mort de ce noyau musculaire qui a lieu en même temps que la disparition de la substance contractile.

Kowalevsky (87) trouve que l'histolyse est due à l'intervention active des phagocytes. Déjà cinq ou six heures après le début de la vie nymphale de la mouche, les leucocytes entament les muscles du premier segment du corps, alors que ceux-ci ne présentent aucun signe visible de dégénérescence. Par leurs mouvements amœboïdes, les amibocytes pénètrent dans le muscle sous le sarcolemne, disloquent le faisceau en petits fragments ou sarcolytes qui sont englobés par les phagocytes et enfermés dans des vacuoles intracellulaires. A l'intérieur de ces vacuoles, la striation disparaît, les fragments englobés prennent l'aspect de grains réfringents; les amibocytes bourrés de semblables grains constituent les « *Körnchenkugeln* » de Weismann. De la même façon disparaissent les noyaux musculaires et le faisceau entier est remplacé par un amas de *Körnchenkugeln*.

Van Rees (89) constate que l'intervention des phagocytes

ne se produit, chez la *Musca vomitoria*, qu'au commencement du troisième jour de la nymphose. Les leucocytes se trouvent d'abord dans la couche musculaire externe et aux quatrième et cinquième jours, des muscles entiers sont gorgés de leucocytes ; leur substance sillonnée par eux dans tous les sens est réduite en fragments irréguliers encore striés, qui se dispersent ensuite dans la cavité du corps ; d'autres sont renfermés en partie ou en totalité dans les leucocytes qui peuvent en incorporer plusieurs et qui, à cet effet, émettent des prolongements amiboïdes allant embrasser les sarcolytes.

Pour Korotneff (92), la dégénérescence a lieu sur place sans intervention de phagocytes.

Nötzel (98), dans la disparition des muscles de la *Sarcophaga*, distingue deux processus bien différents : la sarcolyse proprement dite, sorte de dissolution par un changement chimique, et la prise d'une partie des sarcolytes par les cellules sanguines.

De Bruyne (98), chez la *Musca*, observe que dès le début de la nymphose les leucocytes peuvent jouer un rôle actif dans l'englobement des sarcolytes, les noyaux musculaires deviennent ovalaires, perdent leur structure réticulée, constituent des amas informes chromatolytiques. Mais, dans un grand nombre de cas, la destruction musculaire, chez la *Musca vomitoria*, n'est point l'œuvre exclusive des phagocytes, mais peut trouver sa cause initiale dans le muscle lui-même.

Chez d'autres Insectes *(Bombyx mori, Phrygane)*, au début de la dégénérescence, le sarcoplasme conserve pendant quelque temps encore des propriétés vitales et englobe les autres constituants, c'est ce que de Bruyne désigne sous le nom d'autophacocytose musculaire. Ce phénomène peut suffire à l'histolyse musculaire.

Karawaiev (98) ne trouve aucune intervention phagocytaire dans l'histolyse musculaire des Fourmis.

Terre (99) arrive au même résultat pour l'Abeille, où le muscle dégénère par lui-même sans le concours d'éléments

extra-musculaires. La karyolise atteste la déchéance de la cellule musculaire proprement dite. S'il y a phagocytose, les phagocytes sont les myoblastes imaginaux qui, pour le moins, utilisent les produits de destruction.

Pour Pérez (99), chez les Fourmis et les Tinéides, les muscles sont attaqués par les phagocytes ; dans le cas des Fourmis, il y a digestion sur place sans formation de *Körnchenkugeln.*

Anglas (00), dans la nymphose des Hyménoptères, constate plusieurs degrés d'histolyse dans les muscles.

Les muscles qui disparaissent totalement par pénétration des leucocytes, précédant ou suivant l'altération visible du tissu. Ces éléments sanguins ne donnent jamais des *Körnchenkugeln.*

Dans des muscles thoraciques, les noyaux larvaires dégénèrent en grande partie ; ceux qui restent vont se diviser et se placer périphériquement.

La plupart des muscles abdominaux subissent de faibles transformations, l'intervention des leucocytes y est fort limitée ; les noyaux larvaires ont une tendance à se fragmenter et il apparaît alors de petits noyaux.

Berlese (00) résume ainsi ses observations personnelles :

« 1° Les raisons chimiques qui conduisent à la dissolution des muscles larvaires dépendent de la nature intime du muscle lui-même, elles se manifestent, après sa mort, par asphyxie (Bataillon) par dénutrition (Terre) et celles-ci conduisent les muscles :

a) à une « spoffolamento » complète de sa masse (Hyménoptères, Lépidoptères, Coléoptères, Névroptères) ;

b) à une fragmentation en parties du stroma et la formation de liquide (plasma) [Diptères et spécialement D. inférieurs].

2° La substance dérivée du muscle détruit, solide ou liquide est maintenant altérée et peut être dite assimilable.

3° L'intervention des phagocytes ne concourt pas à la destruction des muscles et est un phénomène secondaire ne se manifestant pas toujours.

5° Les leucocytes englobent le plasma musculaire en fragments (sarcolytes, *Körnchenkugeln)* et cela spécialement chez les Insectes où adviennent de grands changements de forme des organes internes, spécialement des muscles.

5° Les leucocytes n'altèrent en rien la substance englobée, de là il ne la digère pas et ils ne méritent pas le nom de phagocytes, c'est-à-dire de cellules digérantes. »

Quant aux nucléi musculaires, ils se maintiennent. Ils donnent naissance aux nucléi imaginaux, soit après multiplication préalable en restant temporairement contenus dans la membrane cellulaire (Lépidoptères, Coléoptères, Hyménoptères), soit sans se multiplier; dans ce cas ils donnent origine aux myocytes.

Chez les Diptères supérieurs où les muscles imaginaux sont déjà formés avant la dégénérescence des muscles larvaires, les noyaux se multiplient et donnent naissance à un nouveau tissu gras imaginal.

Supino (00), chez les Muscides, observe la disparition des muscles larvaires par l'action des phagocytes, les noyaux musculaires s'isolent et dégénèrent sans servir à la formation du tissu adipeux.

Kellogg (01), chez deux autres Diptères, constate des différences dans l'histolyse musculaire. Dans *Holorusia*, la dégénérescence des muscles ne commence pas de suite et apparaît seulement au quatrième jour de la nymphose. Les noyaux dégénèrent, la substance contractile perd sa striation, devient spongieuse et finalement disparaît et cela sans intervention de phagocytes. Chez *Blepharocera capitata*, la musculature disparaît par l'action de phagocytes abondants.

En résumé, au point de vue de l'histolyse musculaire, il existe trois opinions. Certains auteurs : Ganin, Viallannes, Korotnef, Karawiev, Terre, Berlese, Kellogg admettent qu'elle peut avoir lieu, par une simple dégénérescence, sans aucune intervention phagocytaire.

Pour d'autres (Kowalevsky, van Rees, Pérez, Anglas, Kel-

logg), elle est due à l'action active de phagocytes et pour d'autres, enfin, (Nötzel, de Bruyne, Berlese), cette intervention phagocytaire, quand elle se produit, a lieu toujours après la dégénérescence.

Il faut insister sur ce point que la plupart de ces résultats opposés sont dus à ce que les auteurs ont observé cette histolyse chez des Insectes appartenant à des groupes différents, et en limitant souvent leurs observations à un seul type.

Observations. — Dans une note préliminaire, antérieure au mémoire de Kellogg, j'ai indiqué quelques résultats de mon étude comparée de la métamorphose chez les Diptères, en décrivant ces phénomènes chez deux types bien différents : le *Gastrophilus* et le *Chironomus*. J'ai bien étudié d'autres Diptères, mais au point de vue de l'histolyse musculaire je baserai ma description aux deux types précédents et à la *Simulia*.

A. *Chironomus*. — Dans la nymphe du *Chironomus*, la disparition des muscles larvaires a lieu dans la région céphalique, la région thoracique et la région postérieure de l'abdomen. Les muscles larvaires sont remplacés par les muscles imaginaux provenant des disques.

La région abdominale antérieure conserve ses muscles, qui passent sans modifications de la larve à l'imago ; aussi pendant toute la période nymphale, ces muscles conservent leurs propriétés, et c'est par leur contraction que la nymphe peut se mouvoir par reploiement successif de son abdomen.

On a déjà vu, qu'au niveau de la région thoracique et de la région génitale, le tissu adipeux présentait une structure spéciale. Au début de la nymphose ces cellules adipeuses se séparent les unes des autres et les cellules libres viennent se placer sur les muscles larvaires.

La figure 17 (pl. II) montre à droite des cellules adipeuses encore agglomérées et à gauche ces cellules devenues libres. Sur le muscle larvaire (*ml*) sont déjà placés quatre de ces éléments (*ca*).

Les muscles larvaires sont fortement éosinophiles ; au début de la nymphose leur striation est bien nette mais, peu à peu, elle s'efface et le muscle se convertit en des plages rougeâtres quelquefois encore enfermées dans le sarcolemne, mais, le plus souvent, la substance modifiée du muscle se répand dans le liquide sanguin.

Dans la région céphalique, où il n'existe que peu ou pas de cellules adipeuses, l'on voit très bien cette liquéfaction des muscles, quelquefois le sarcoplasme se fragmente en constituant des boules. Quant aux noyaux, ils subissent de même une fragmentation ; quelquefois la chromatine se localise au centre d'une vacuole claire ; souvent les noyaux s'isolent déjà en état de dégénérescence et ne tardent pas à dégénérer complètement.

Dans la région de la tête, les muscles larvaires subissent, en général, une histolyse sans aucune intervention d'éléments étrangers.

Dans les régions thoracique et génitale, où des éléments adipeux viennent se placer sur les muscles larvaires, ces éléments migrateurs interviennent dans l'histolyse. Ces cellules, d'aspect bien spécial, envoient des prolongements, véritables pseudopodes, dans l'intérieur du muscle. La figure 25 (pl. II) montre deux de ces éléments pénétrant dans un muscle larvaire où l'on reconnaît encore très nettement la striation transversale. Le protoplasme de ces cellules se charge de granulations graisseuses colorables en noir par l'acide osmique. L'accumulation des cellules migratrices autour d'un même muscle est quelquefois très grande. Dans une première note j'avais considéré ces éléments comme de véritables phagocytes en me basant sur leur pénétration dans le muscle à l'aide de pseudopodes, mais n'ayant jamais vu l'englobement de particules musculaires, et, comme d'autre part, il y a transformation des produits ingérés en graisse, je crois qu'il est plus juste d'assimiler ces cellules aux *trophocytes* de Berlese.

L'action de ces cellules sur le muscle se fait sur un faible

périmètre, car, on ne voit que peu de changements dans la substance musculaire autour de ces cellules Ces cellules transforment donc sur place le myoplasme en graisse.

On peut se demander si les muscles larvaires, ainsi attaqués par les éléments adipeux sont des muscles sains ou des muscles ayant déjà subi un commencement de dégénérescence.

La question est ici assez difficile à résoudre, car ainsi que le représente la figure 25, les muscles sur lesquels sont les éléments adipeux ont encore nettement leur striation transversale. Cependant la comparaison de ces muscles larvaires avec les muscles de la région abdominale montre qu'il sont moins éosinophiles, à striation moins nette ; d'autre part, certaines régions d'un même muscle, quelquefois les plus éloignées des éléments migrateurs, ont perdu toute striation et forment des plages uniformes ; enfin, la disparition de muscles larvaires sans aucune intervention de ces éléments m'amène à conclure que les muscles larvaires dégénèrent tous par eux-mêmes, au début de la nymphose et que les cellules adipeuses ne s'attaquent qu'à des muscles déjà modifiés. Jamais, d'ailleurs, l'on ne voit ces éléments sur les muscles actifs de la région abdominale antérieure.

Les noyaux des fibres musculaires subissent, eux aussi, une dégénérescence, mais semblent résister plus longtemps que le myoplasme à l'histolyse.

B. *Simulia*. — Chez la *Simulia*, on trouve, au point de vue des régions où les muscles larvaires disparaissent, des faits analogues à ce que j'ai déjà décrit chez le *Chironomus*. Quoique, chez la *Simulia*, la nymphe soit immobile et que la région abdominale dans sa partie antérieure ne soit plus active, les muscles de cette région passent sans aucune modification de la larve à l'adulte. Les muscles larvaires de la tête, ceux du thorax et de la région génitale disparaissent durant la nymphose.

L'intervention des leucocytes pour la destruction de ces muscles est très faible et beaucoup de ceux-ci dégénèrent sans

qu'il y ait phagocytose ; ils se résolvent alors en granulations ou en fragments qui disparaissent peu à peu.

C. *Gastrophilus equi.* Fabr. — L'histolyse des muscles chez ce Diptère est le plus bel exemple d'intervention de phagocytes.

Au début de la nymphose, les leucocytes apparaissent en grand nombre dans la cavité générale. Dès le premier jour, ils se localisent sous l'épiderme, autour des trachées et des muscles.

Ces leucocytes pénètrent vers le quatrième jour, dans l'intérieur du muscle, en même temps que celui-ci se désagrège. Ils augmentent de volume, englobant des portions du muscle et deviennent des *Körnchenkugeln.* Bientôt à la place du muscle l'on ne trouve plus qu'un amas de ces *Körnchenkugeln.*

Tous les muscles locomoteurs de la larve du *Gastrophilus* sont ainsi détruits avec l'aide des leucocytes; mais, ceux-ci agissent-ils sur des muscles ayant encore leur structure histologique larvaire ou bien sur des muscles en dégénérescence ?

L'on peut reconnaître dans tous les muscles, avant la pénétration des leucocytes, l'indice d'une dégénérescence plus ou moins avancée.

Au début de cette dégénérescence, le sarcoplasme se charge de granulations très fines; quant au myoplasme, il conserve assez longtemps sa double striation et dans un certain nombre de préparations, on voit pénétrer des leucocytes dans le myoplasme d'apparence normale, mais le sarcoplasme granuleux indique le début de l'histolyse. Cependant, dans la plupart des cas, le myoplasme se fragmente et la figure 31 (pl. II) montre cette dislocation des fibres musculaires ; les disques de Bowmann se sont maintenus ; quant au reste du muscle, il constitue une masse granuleuse enfermée dans le sarcolemne.

Cette dégénérescence a lieu aussi bien près des leucocytes que loin d'eux et, comme je l'ai déjà indiqué pour le *Chironomus*, dans certaines préparations, les muscles étaient dans un état avancé de dégénérescence en dehors de tout contact de leucocytes; dans d'autre coupes, ces muscles étaient envahis

par de nombreux leucocytes situés très avant dans le muscle et qui étaient très peu chargés de granulations ; ces éléments n'avaient pu pénétrer ainsi que dans un muscle déjà dégénéré.

Les noyaux musculaires subissent eux aussi une dégénérescence. Les figures 32 (pl. II) indiquent plusieurs stades de cette chromatolyse. Le noyau perd sa forme primitive, souvent il devient vésiculeux ; dans son intérieur, il apparaît un grand nombre de fines granulations ; quant à la chromatine elle se condense, ou bien elle se fragmente. Ces fragments dégénèrent peu à peu et disparaissent.

Ces noyaux en chromatolyse s'isolent du reste du muscle, figure 29 (pl. II) ; quand le sarcolemne est détruit, ils tombent dans la cavité générale où ils continueront à dégénérer ; mais généralement ces noyaux, libres ou en place, sont attaqués par les phagocytes. La figure 29 montre un phagocyte ayant en partie pénétré dans un noyau. Le phagocyte, avec son petit nucléus présentant un nucléole central, contient des débris du muscle formant dans son intérieur de petites plages éosinophiles ; quant au noyau musculaire il est limité encore par sa membrane nucléaire plus ou moins déformée, et qui entoure une masse chromatique centrale très irrégulière.

En résumé, de mes observations sur l'histolyse musculaire chez le *Chironomus*, la *Simulia* et le *Gastrophilus*, je conclus que l'histolyse musculaire débute toujours par une dégénérescence du muscle et de son noyau.

Les leucocytes *(Gastrophilus)* ou les cellules adipeuses *(Chironomus)*, quand ils interviennent dans cette histolyse, ne s'attaquent qu'à des muscles en partie dégénérés.

La dégénérescence suffit dans plusieurs cas. *(Simulia*, quelques muscles de la tête de *Chironomus)*, pour la destruction des muscles.

HISTOGENÈSE

Historique. — D'après Weismann (64), la genèse des muscles des ailes est différente de celle des muscles des pattes. Les

muscles de l'aile apparaissent d'abord sous la forme de fins cordons formés de plusieurs cellules. Ces traînées cellulaires sont séparées les unes des autres par des bandes de substance fondamentale. Au cours du développement, ces bandes de substance fondamentale grandissent, prennent un aspect fibrillaire ; plus tard, elles seront striées transversalement. La substance intercellulaire, durant l'histogenèse musculaire, se différencie progressivement en sarcolemne et substance contractile.

Ces observations sont confirmées par Viallanes (82). La masse musculaire interne de l'aile, composée de six faisceaux, dérive d'une ébauche unique. Au début, son tissu est formé de petites cellules, les cellules musculogènes, plongées dans une substance fondamentale homogène et peu abondante. Celle-ci prendra l'aspect fibrillaire, devient contractile et, de ce fait, l'ébauche se différencie en cinq lignes superposées.

La masse contractile s'étend à la périphérie, englobe les cellules musculogènes ; celles-ci se disposent avec une grande régularité, chacune d'elles devient un des noyaux intercolumnaires. Pour Viallanes, comme pour Weismann, chaque faisceau musculaire est un organite pluricellulaire.

Les muscles des pattes dérivent du mésoderme des disques imaginaux formé de cellules plongées dans une substance intermédiaire. Là encore la substance contractile se forme dans la substance fondamentale.

Ganin (75) et Künckel (75) font dériver les muscles de l'adulte des myoblastes mésodermiques provenant des disques imaginaux. Künckel pense que l'élément primitif du muscle est une cellule qui, par son allongement, constitue une fibrille ; la fibre ou faisceau primitif provient de la réunion de plusieurs fibrilles développées sous une enveloppe commune, le sarcolemne qui, lui, est une forme de tissu conjonctif. Dans la transformation de la cellule jeune en fibrille cet élément s'allonge, donne une formation en chapelet et perd ensuite ses noyaux.

Pour Kowalevsky (87), tous les muscles thoraciques sont d'origine mésodermique et proviennent des bourgeons imagi-

naux des cellules mésodermiques. Celles-ci donnent des cellules isolées qui se réunissent en cordons qui ne sont visibles qu'après un certain temps. Chez la *Corethra*, sur des coupes, ces formations ne se reconnaissent pas encore alors que déjà on les apercevait sur les animaux vivants.

D'après van Rees (89), les 3 paires de muscles dorsaux de la larve, situés dans le 2e segment thoracique subissent une dégénérescence moindre que les autres muscles. Leurs noyaux larvaires sont conservés, se divisent considérablement et le résultat de ces fragmentations nucléaires sont des rangées de petits noyaux minces et filiformes. Il y a, dans ce cas, formation directe des muscles de l'adulte à l'aide des muscles larvaires.

Korotneff (92) observe, au début de la nymphose, des myoblastes imaginaux à la base des muscles larvaires, myoblastes qui se multiplient à mesure que le muscle larvaire dégénère.

Karawaiev (98), chez *Lasius*, et Terre, chez l'Abeille, trouvent des faits analogues.

Lowne (92) combat l'opinion de van Rees, il admet que les cellules parablastiques sont en grand nombre autour des muscles larvaires, mais elles forment du tissu connectif. Quant aux muscles larvaires ils ne donnent pas naissance aux muscles de l'adulte, ceux-ci proviennent des cellules mésodermiques dérivant des disques mêmes.

Anglas (00), chez les Hyménoptères, indique des muscles thoraciques dérivant des muscles larvaires après une histolyse partielle : une grande partie des noyaux larvaires dégénèrent, mais ceux qui restent se multiplient et après étirement donnent les noyaux imaginaux ; pour des muscles abdominaux, les transformations sont moindres. Les muscles des appendices dériveraient des cellules mésodermiques indifférenciées placées à la base des bourgeons des appendices,

Berlese (00) fait dériver les muscles imaginaux des myocytes. Ceux-ci ont des origines variées :

Tantôt ils se trouvent tout formés dans les disques imagi-

naux, sous l'hypoderme, comme cela se voit chez des larves jeunes et dépendent probablement de leucocytes. Ce sont les myocytes larvaires de l'auteur.

Les disques imaginaux donnent non seulement l'ectoderme, mais aussi le revêtement musculaire composé d'abord des myocytes larvaires. Ceux-ci n'abandonnent pas leur point d'origine mais s'accroissent en place ; ils se trouvent au contact de l'hypoderme et servent d'origine à l'insertion des muscles sur la cuticule. Leur multiplication se fait par voie indirecte.

Quant aux myocytes qui se trouvent libres dans le reste du corps, ils apparaissent postérieurement et dérivent des noyaux larvaires par division directe.

Observations. — Chez le *Chironomus*, ainsi que chez le *Simulia*, on trouve des muscles larvaires qui passent directement à l'adulte sans aucune modification, ce sont les muscles des segments abdominaux antérieurs.

Quant aux autres muscles thoraciques, ils dérivent des disques imaginaux. Dans ces disques la portion mésenchymateuse se produit déjà durant la période larvaire et provient de l'ectoderme. Elle constitue des masses compactes se développant de plus en plus pendant le dernier stade larvaire. Ces masses se colorent très fortement en bleu par l'hémalun et contiennent un très grand nombre de noyaux très rapprochés les uns des autres. C'est pendant la nymphose que ces masses se différencient en muscles striés, mais avant que la striation apparaisse, on voit fréquemment, chez la *Simulia*, les noyaux se multiplier par division directe.

Chez le *Gastrophilus*, l'histogenèse a lieu exclusivement pendant la nymphose. Dans la région thoracique, les cellules mésenchymateuses qui, ainsi que je l'ai décrit, dérivent de la portion ectodermique des disques imaginaux, ces cellules s'isolent, s'enfoncent dans l'intérieur du corps de la nymphe, elles s'étirent et constituent en majeure partie des myocytes (fig. 35, pl. II).

Ces myocytes se disposent autour des filaments provenant de l'étirement des cellules ectodermiques des disques. Entre ces différents éléments se trouvent compris des « *Körnchenkugeln* » ; ceux-ci dégénèrent et servent d'aliments pour l'édification des muscles imaginaux. Jamais je n'ai constaté le passage de leurs noyaux en noyaux musculaires.

Les myocytes ont d'abord un noyau unique qui s'étire, se divise en deux, puis donne un chapelet de noyaux comme le montre les figures 30 (pl. II). C'est par division directe que s'opère cette multiplication des noyaux.

Les muscles des ailes se présentent d'abord sous forme de plusieurs masses filamenteuses dans chacune desquelles on reconnaît une portion centrale, se colorant uniformément en violet par l'hémalun et autour de laquelle sont inclus de petits myocytes ayant chacun un noyau. Ces masses sont réunies à l'hypoderme par des cellules hypodermiques étirées ainsi que le représente la figure 40 (pl. III). Ces différents filaments s'unissent pour constituer de grandes masses donnant plus tard naissance à des muscles puissants. Les noyaux s'étirent et deviennent filamenteux.

Ces masses sont formées d'une substance homogène se colorant uniformément en violet par l'hémalun ; ce n'est que plus tard qu'elle se différencie en fibres musculaires striées.

Les muscles abdominaux se produisent de la même façon à l'aide de myocytes nés de cellules mésenchymateuses provenant des disques imaginaux. Ces cellules, après avoir formé des amas compacts de cellules allongées, se fusionnent et constituent des filaments, dont la substance ne tarde pas à se différencier périphériquement en une partie musculaire avec une striation longitudinale et transversale. C'est dans cette gaine myoplasmique que sont situés les noyaux musculaires en voie de division directe et des leucocytes en dégénérescence. Par fixation au Flemming, on reconnaît dans cette partie centrale du muscle de nombreux granules de graisse.

La figure 33, planche II, montre très nettement ces principales particularités :

La figure 34, planche II, se rapporte à des muscles abdominaux de moindre importance ; la partie périphérique forme le myoplasme et dans la partie centrale sarcoplasmique sont situés les noyaux ; deux de ceux-ci sont en voie de division directe, dans la fibre située à droite ; la séparation est incomplète dans la fibre gauche, les deux noyaux distincts sont encore juxtaposés.

Pour les muscles abdominaux comme pour les muscles thoraciques, les noyaux des *Körnchenkugeln* n'ont jamais donné naissance à un seul noyau musculaire.

La figure 34 montre un de ces *Körnchenkugeln* en voie de dégénérescence et juxtaposé aux fibres musculaires, son noyau est à peine marqué.

J'ai suivi la formation des muscles situés à l'intérieur des pattes. Un petit nombre de *Körnchenkugeln* pénètrent dans ces appendices au moment de leur développement. Des îlots de cellules mésenchymateuses provenant des disques formateurs se maintiennent dans ces organes, juxtaposés aux cellules hypodermiques. C'est aux dépens de ces îlots que se forment les muscles, leurs cellules s'étirent, deviennent des myocytes qui se différencieront plus tard en sarcoplasme et myoplasme.

Dans la formation de tous les muscles imaginaux je ne constate qu'une seule variété de myocytes dérivant tous des cellules mésenchymateuses des disques et correspondant aux myocytes larvaires de Berlese.

Ces myocytes larvaires, ainsi que je l'ai démontré précédemment, sont d'origine ectodermique, d'où les muscles chez l'imago sont ectodermiques.

Résumé. — 1° Dans les muscles des nombreuses larves de Diptères, tant acéphales *(Gastrophilus*, *Anthomyiia)* qu'eucéphales *(Psychoda*, *Tanypus*, *Simulia)*, les disques de Krause sont en relation avec le sarcolemne ;

2° L'ihstolyse musculaire débute toujours par une dégénérescence du muscle et de son noyau ;

2° Les leucocytes *(Gastrophilus)* ou des cellules adipeuses *(Chironomus)*, peuvent intervenir dans cette histolyse, mais ils ne s'attaquent qu'à des muscles en partie dégénérés ;

4° Dans plusieurs cas (quelques muscles du *Chironomus* et de la *Simulia*), l'histolyse se fait généralement par dégénérescence ;

5° Chez le *Chironomus* et la *Simulia*, certains muscles larvaires abdominaux passent directement de la larve à l'adulte ;

6° Les muscles thoraciques des Diptères dérivent tous des disques imaginaux. Le mésenchyme de ces disques donne des myocytes ;

7° La multiplication de ces myocytes a lieu par division directe ;

8° Chez le *Gastrophilus*, les muscles abdominaux se forment aussi à l'aide de myocytes dérivés de disques abdominaux ;

9° Dans l'histogenèse des muscles, la portion périphérique des myocytes donne le myoplasme, la portion centrale le sarcoplasme. Les *Körnchenkugeln* fournissent uniquement les substances nécessaires à l'accroissement de ces muscles.

TUBE DIGESTIF

SON ÉTUDE CHEZ LES LARVES DES DIPTÈRES

Comme chez tous les Insectes, le tube digestif se divise en trois régions :

L'intestin antérieur, préintestin, stomodeum;
L'intestin moyen, estomac, mésentéron ;
Et l'intestin postérieur, proctodeum.

Chez les *Muscides* et le *Melophagus*, Pratt (01), le mésentéron provient de la prolifération des cellules ectodermiques et tout le tube digestif est d'origine ectodermique.

Miall et Hammond (00) désignent la région antérieure comme œsophagienne, pouvant donner soit un *jabot* (crop, Kropf), soit un *gésier* (gizzard, Kaumagen). Elle se prolonge dans la région stomacale pour former la *valvule œsophagienne* ou *cardiaque* (œsophagal valve ou cardiac valve). Quant à la région stomacale, elle comprend une région antérieure enveloppant la valvule œsophagienne et produisant le *proventricule ;* mais comme ce dernier nom évoque une production œsophagienne, ainsi que le pensait Weismann, Miall et Hammond le désignent sous le nom de *cardia* ou *chambre cardiaque* de l'estomac (cardiac chamber of the stomac) ; en arrière de celle-ci se trouve la *région chylifique*, proprement dite présentant en avant les *cæcums cardiaques*. L'intestin postérieur comprend : l'*intestin grêle*, le *gros intestin* et le *rectum*.

Bien que j'adopte la plus grande partie des données de ces auteurs, je crois qu'il vaut mieux conserver le nom d'intestin

antérieur dans une étude générale du tube digestif des larves de Diptères et ne pas le remplacer par celui de région œsophagienne; parce que si, chez les larves de *Tipulides*, l'œsophage fait immédiatement suite à la bouche, chez les *Muscides*, entre ces deux parties du tube digestif s'intercale le pharynx ; chez ces dernières larves l'intestin antérieur comprend alors comme subdivisions : le *pharynx* et la région œsophagienne avec ses diverses productions.

Je vais maintenant étudier les différentes particularités présentées par chacune de ces régions chez quelques larves de Diptères.

Intestin antérieur. — *Pharynx.* — Son mode de formation a été déjà expliqué au sujet des disques imaginaux céphaliques. Je rappelle que ce pharynx comprend la partie antérieure du tube digestif, protégée dans sa moitié inférieure par une gouttière chitineuse et dont la partie supérieure mobile est actionnée par des muscles s'attachant sur la paroi externe du pharynx et sur l'invagination de la tête.

Chez le *Tanypus*, la région antérieure du tube digestif, faisant immédiatement suite à la bouche, est actionnée par de nombreux muscles latéraux se fixant, d'autre part, sur les parois latérales de la tête (fig. 6, pl. I) ; cette portion du tube digestif est protégée intérieurement par un faible revêtement chitineux. Ainsi que je l'ai indiqué précédemment, c'est là une première ébauche de l'appareil pharyngien.

Le pharynx de la larve du *Stratiomys* se rapproche beaucoup extérieurement de celui décrit par les précédents auteurs chez les *Muscides*, mais son étude détaillée montre une différence au point de vue de l'origine des différentes parties.

Le pharynx est composé extérieurement de deux gouttières cornées s'emboîtant l'une dans l'autre. Une gouttière supérieure débordant latéralement la gouttière inférieure. La gouttière supérieure est la continuation de la région postérieure de la tête; la gouttière inférieure correspond à la partie chitineuse, dou-

blant intérieurement la portion antérieure du tube digestif et décrite chez les larves des *Muscides* comme gouttière pharyngienne. Elle tapisse surtout la partie inférieure de ce canal ; quant à la partie dorsale de celui-ci, elle est recouverte par un faible revêtement corné jaunâtre sur lequel s'insèrent des muscles dorso-ventraux, disposés en plusieurs rangées longitudinales, et venant se fixer, d'autre part, sous le bouclier dorsal.

Je reviendrai plus loin, sur la portion postérieure du pharynx de cette larve.

La larve du *Stratiomys* nous présente un pharynx trés développé qui n'est simplement que l'exagération de l'ébauche pharyngienne du *Tanypus :* la gouttière pharyngienne est devenue plus cornée, les muscles pharyngiens sont plus nombreux et verticaux.

Il est maintenant facile de comprendre la constitution du pharynx des autres larves de Diptères ; je laisserai l'étude détaillée des différentes parties cornées, qui a été bien faite chez un certain nombre de larves de *Muscides*, pour n'indiquer que le schéma auquel on peut les ramener.

A la partie inférieure de cet organe, les crochets ou mandibules des larves de *Muscides* s'articulent sur des pièces dont l'ensemble constitue la gouttière pharyngienne et, presque au même point, partent de la cavité buccale deux pièces latérales chitineuses, les ailes ; elles vont se placer latéralement et au-dessus de la gouttière pharyngienne. Ces trois parties cornées, ailes et gouttière, sont réunies seulement en avant vers la bouche ; en arrière, elles sont maintenues par des muscles. Sur les ailes se fixent des muscles verticaux s'insérant sur la portion dorsale du canal pharyngien.

C'est ce que montre une coupe transversale de ce pharynx dans une larve du *Gastrophilus ;* cette coupe (fig. 9, pl. I) diffère sur bien des points de celle donnée par Scheiber, mais elle est presque identique à celle du pharynx d'*Eristalis* décrite par Wahl.

J'ai déjà indiqué précédemment, l'origine de ces parties en me basant, soit sur leur développement, soit sur leur comparaison avec le pharynx du *Stratiomys*.

De cette origine j'admets, avec Lowne, que cet organe est un véritable céphalopharynx.

Le rôle de ce pharynx est d'amener les aliments de la bouche dans l'intérieur du tube digestif.

La larve du *Stratiomys* récolte avec ses pièces buccales les différentes particules alimentaires. Sous l'action des muscles verticaux de l'appareil pharyngien, un vide se produit dans le canal pharyngien et sert alors à l'entraînement des aliments vers l'intérieur. Ce pharynx agit donc comme une véritable pompe dont le piston serait la paroi dorsale du pharynx, et qui serait actionné par les muscles verticaux ; quant aux muscles latéraux, ils peuvent déplacer l'ensemble de ce pharynx ; dans le cas du *Stratiomys* ils font mouvoir toute la région céphalique qui fait corps, comme nous l'avons vu, avec le pharynx, et qui s'articule sur le premier segment.

Chez la larve du *Stratiomys*, ce pharynx a une particularité bien curieuse : c'est la présence d'un appareil triturateur disposé dans la région postérieure (fig. 3, pl. I) et, que je vais décrire.

En arrière, la gouttière pharyngienne se redresse et présente deux pièces cornées *(c f)* recouvertes intérieurement de stries dentelées. C'est au fond de cette partie hémisphérique que s'ouvre l'œsophage *(œ)*. Contre ces pièces fixes viennent se disposer, en avant, deux autres pièces fortement cornées *(c m)*. Celles-ci sont mobiles ; elles sont disposées à la base de branches cornées sécrétées par l'épithélium et venant se réunir dorsalement en une lame impaire *(l)* sur laquelle se fixent des muscles en éventail *(m e)* très puissants, s'insérant, d'autre part sur la partie postérieure du bouclier dorsal *(b d)*. D'autres muscles *(m a)*, antagonistes de ceux-ci, sont disposés à la base et du côté opposé.

La partie basilaire cornée présente des stries dentelées qui s'engrènent avec celles de la pièce fixe opposée.

Par l'action des muscles, les pièces cornées mobiles prennent un mouvement oscillatoire permettant la trituration des particules alimentaires entre les dents de la partie fixe et de la partie mobile.

C'est la première fois que l'on signale cet appareil chez les larves de Diptères. D'après sa situation je le considère comme pharyngien.

Œsophage. — Je n'ai pas de particularités à signaler pour cette région.

Chez toutes les larves de Diptères, l'œsophage proprement dit est formé d'un tube allongé comprenant trois enveloppes. La couche épithéliale moyenne produit une enveloppe de chitine ; celle-ci est généralement plissée longitudinalement ; aussi, en coupe transversale, la lumière du canal est étoilée.

Cet épithélium est doublé, extérieurement, par des muscles transversaux bien apparents et par quelques muscles longitudinaux qui ne sont pas toujours très distincts.

Dans le *Tanypus* (fig. 42, pl. III) cet œsophage (*œ*) s'élargit postérieurement.

Chez les larves de *Muscides* on trouve un gésier (Kaumagen) ; mais chez *Platycera* (Wandolleck, 1899) et chez d'autres larves, on ne trouve pas ces différenciations.

La larve du *Thrixion* (Pantel, 1898), présente des modifications de l'œsophage dues probablement au parasitisme. Sa paroi dorsale est formée de cellule claires et est mue par des muscles ; il sert probablement d'organe d'arrêt.

Proventricule. — Cet organe comprend deux parties : une paroi externe dépendant de l'estomac et enveloppant la partie interne, ou valvule, qui est constituée d'un double repli de la portion terminale de l'œsophage.

Ce proventricule est plus ou moins cylindrique et peut se rapporter à deux types :

L'un, décrit par Weismann et Kowalevsky chez les *Muscides*, et que j'ai reproduit, en me basant sur *Anthomyia* (fig. 41, pl. III). La partie directe (*d*) de la valvule est la conti-

nuation de l'œsophage, présentant le même épithélium aplati, doublé par la couche musculaire. Quant à la partie réfléchie, elle est constituée seulement d'un épithélium à grosses cellules claires passant presque sans transition à la paroi cardiaque.

Le deuxième type a été décrit par Van Gehuchten (90), chez la *Ptychoptera*, et par miss Philipps chez les *Simulia* et *Chironomus*, (Miall et Hammond (00).

Comme dans le premier cas, la portion directe de la valvule est le prolongement de l'œsophage et en présente tous les caractères ; la différence entre ces deux types tient surtout à la structure de la partie réfléchie de la valvule.

Chez les *Nématocères* précédemment décrits, ainsi que chez le *Stratiomys*, l'épithélium se réfléchit dans la valvule en conservant toute sa structure.

Entre cet épithélium réfléchi et la couche musculaire de la partie directe, il existe une lacune sanguine séparée par des fibrilles que Van Gehuchten considère comme élastiques ou musculaires.

Chez les *Muscides*, cette portion réfléchie est formée de cellules bien différentes, grandes, claires, vacuolisées ; chez les *Œstrides*, ce sont des cellules allongées ; dans le genre *Anthomyia*, comme chez toutes les *Muscides*, ces cellules ont un aspect cartilagineux, ce sont les « cellules claires » de Wandolleck.

Le proventricule du *Tanypus* (fig. 42, *p v*) n'est ni cylindrique, ni sphérique, mais prismatique. Chaque arête du prisme correspond à un septum interne (*s*) longitudinal ; les cloisons subdivisent incomplètement la cavité du proventricule : elles sont recouvertes d'un épithélium pavimenteux identique à celui de l'œsophage et, dans leur intérieur, sont placés quelques noyaux de cellules, réunis les uns aux autres, par des fibres entrelacées constituant un véritable réseau ; l'on ne distingue plus d'éléments musculaires.

Chez la *Simulia*, j'ai vu des cellules musculaires situées à la partie supérieure de la valvule se résoudre plus ou moins com-

plètement en une masse réticulaire assez semblable à celle que l'on trouve chez le *Tanypus*. Ce réseau sert de lacune sanguine.

Au point de vue de la fonction de ce proventricule, on a émis plusieurs opinions : Kowalevsky, Pantel (98), Miall et Hammond (00) admettent que c'est un organe d'arrêt. Lowne (92) le considère comme un organe de trituration et Wandolleck (99), se basant sur l'apparence des cellules claires, pense que c'est un organe sécréteur : les cellules claires étant les cellules glandulaires et la paroi cardiaque ne servant que d'organe protecteur.

L'examen d'une larve vivante bien transparente de *Psychoda* montre que la valvule agit comme un véritable clapet se maintenant ordinairement fermé et laissant passer très rapidement les aliments.

Je ne puis pas admettre que ce proventricule soit un organe sécréteur, ainsi que le pense Wandolleck, car le proventricule existe chez toutes les larves de Diptères, il n'est atrophié que chez le *Thrixion*, et, quelle que soit sa structure, il semble avoir le même rôle partout ; or, on a vu que, les cellules claires, d'après cet auteur soi-disant seules glandulaires, ne se trouvent que chez les Muscides. D'ailleurs, ces cellules claires se colorent très faiblement par l'hémalun, à l'opposé des cellules des glandes salivaires, et par suite ne sont pas sécrétrices.

L'hypothèse d'un organe triturateur, (Lowne, 1892), ne peut être admise, car chez le *Tanypus*, comme chez beaucoup d'autres larves, on n'y trouve aucune pièce cornée

Je me rallie à l'opinion des auteurs qui voient en cet organe un appareil d'arrêt permettant d'isoler l'estomac de la portion antérieure du tube digestif. Chez la *Ptychoptera contaminata*, Van Gehuchten (90) trouve même un sphincter antérieur. Le passage direct des muscles longitudinaux de l'œsophage à la chambre cardiaque facilite la fermeture de ce proventricule.

S'il y avait à indiquer dans cet organe une portion sécrétrice, c'est dans la paroi de la chambre cardiaque qu'il faudrait la chercher.

Vignon (99), chez la larve du *Chironomus*, indique une partie glandulaire située à la région supérieure de la chambre cardiaque et qui produit la membrane péritrophique ; celle-ci serait obligée ensuite de passer sur un appareil annulaire avant de tapisser la paroi de l'estomac.

Miss Philipps [Miall et Hammond (00)] ne signale pas ces différentes régions. La coloration à l'hémalun montre bien la région glandulaire signalée par Vignon, mais la difficulté de colorer la membrane péritrophique ne m'a pas permis d'en saisir l'origine.

Dans le cas de l'*Anthomyia*, toute la paroi de la chambre cardiaque a une grande affinité pour l'hémalun ; ici il n'y a pas de localisation glandulaire ; il en est de même chez le *Gastrophilus*.

N'ayant pas étudié spécialement la formation de la membrane péritrophique je n'entrerais pas à ce sujet dans le détail. J'admets d'après les quelques observations que j'ai faites, et comme l'ont montré Vignon (99) et Cuénot (96), qu'elle provient de la portion antérieure de la chambre cardiaque ; mais l'appareil signalé par Vignon pour le *Chironomus* ne se trouve pas dans toutes les larves de Diptères.

Intestin moyen. — *Cœcums.* — La larve de l'*Anthomyia* possède quatre grands cœcums, le *Chironomus* en présente plusieurs rangées. Chez des larves du genre *Chironomus* ces cœcums débouchent dans la chambre cardiaque.

Les cœcums peuvent ne pas exister comme on le voit dans la larve du *Stratiomys* et du *Tanypus*.

Chez cette dernière larve, la région chylifique présente en avant de très curieuses cellules que j'ai représentées (fig. 42 et 46 pl. III). Elles sont de plus grandes dimensions que les autres cellules de l'estomac ; elles présentent du côté de la cavité générale de longs prolongements digitiformes, leur protoplasme est éosinophile et a un aspect réticulé ; leurs noyaux sont volu-

mineux avec un nucléole bien net. Du côté interne, le protoplasma est plus condensé.

Chez les *Muscides*, on trouve, dans la même région du tube digestif, des cellules avec de très courts prolongements ; les cellules du *Tanypus* n'en sont que l'exagération et doivent remplir le rôle des cœcums.

Quant à l'épithélium de l'intestin moyen, il est formé de cellules présentant du côté de la cavité digestive la bordure en brosse.

Vignon (99), chez de très jeunes larves du *Chironomus* bien transparentes, a vu battre les cils constituant ces bordures.

Chez le *Culex*, Lécaillon (99) signale les particularités de ces brosses, mais pour lui les cils sont toujours immobiles.

Chez les *Simulia* et *Tanypus* j'ai trouvé aussi ces bordures en brosses. La figure 43 (pl. III) représente celles de l'estomac du *Gastrophilus* après fixation au liquide chromo-cuivrique et coloration par l'hémalun.

Intestin postérieur. — Chez le *Tanypus*, cette région présente trois divisions bien nettes. Une antérieure formant l'intestin grêle avec de petites cellules épithéliales allongées supportées par des muscles transversaux bien développés ; les muscles longitudinaux sont ici internes ; la partie moyenne, ou gros intestin, a des cellules épithéliales très développées et des muscles annulaires bien plus réduits que dans l'intestin grêle, enfin la partie terminale ou rectum est grêle, avec un épithélium très aplati.

Ces mêmes divisions ont été signalées par Miall et Hammond (00) et Van Gehuchten (90) avec quelques autres caractères.

Pantel (98) et Van Gehuchten ont trouvé, dans le gros intestin, des cellules absorbantes avec un plateau strié, ressemblant beaucoup aux cellules absorbantes du ventricule chylifique.

Cuénot (96) admet qu'il n'y a pas d'absorption en cette région de l'intestin.

J'ai fait quelques observations physiologiques au sujet du tube digestif des larves de Diptères.

Dans une larve de *Psychoda* transparente, les aliments séjournent dans l'œsophage, l'estomac et dans la région du gros intestin. Ces différentes régions sont séparées les unes des autres par des sphincters (valvule œsophagienne et intestin grêle) dans lesquels les aliments passent très rapidemment.

J'ai examiné quelle réaction, acide ou basique, présentaient les différentes régions où séjournaient les aliments.

Kowalevsky (86), en faisant absorber du tournesol à des larves de *Muscides*, trouva que l'œsophage, le proventricule avec ses prolongements ont toujours une réaction alcaline. L'intestin moyen, dans sa partie supérieure est alcalin, mais il est acide dans sa région postérieure. L'intestin terminal a une réaction alcaline.

Dans la larve du *Culex*, le tube digestif m'a toujours montré une réaction alcaline. Je me suis servi comme réactif, non seulement du tournesol, mais de l'alizarine sulfoconjuguée qui, ainsi que l'a montré Le Dantec (91), dans ses recherches sur la digestion des Protozoaires, se colore en rouge violacé dans un milieu alcalin et vire au jaune dans un milieu acide. Le contenu du tube digestif s'est toujours maintenu rouge violacé.

Chez la larve de la *Psychoda*, j'ai pu suivre très nettement ces réactions sur le vivant. La larve est très transparente et absorbe facilement l'alizarine sulfoconjuguée.

L'œsophage et la valvule cardiaque ne conservent que très peu de temps les aliments. L'intestin moyen est divisé en deux régions à peu près égales, séparées l'une de l'autre par une constriction transversale de la paroi, en cet endroit la membrane péritrophique est en contact avec l'épithélium, tandis que dans toutes les autres parties cette membrane est à une certaine distance de la paroi épithéliale. Aussi bien dans la région antérieure que dans la partie postérieure de l'intestin moyen les aliments colorent en violet l'alizarine et cette coloration s'étend jusqu'à l'épithélium. Tout l'estomac a donc une réaction alcaline.

Les aliments, après un séjour très prolongé dans l'estomac, passent rapidement dans l'intestin grêle et séjournent dans le gros intestin dans lequel nous trouvons de nombreuses lamelles longitudinales. Là, la coloration violacée de l'alizarine se fonce, montrant une forte réaction alcaline. En aucun point du tube digestif je n'ai trouvé de réaction acide.

ÉTUDE DU TUBE DIGESTIF DURANT LA NYMPHOSE

ANNEAUX IMAGINAUX

Historique. — Weismann (64) pensait que chez les *Muscides*, le tube digestif, après s'être vidé de son contenu, subissait une histolyse complétement donnant naissance à une masse jaunâtre : le corps jaune. A la surface de ce corps jaune apparaissait une mince membrane, le kyste, d'où dérivera le tube digestif de l'adulte.

Chez la *Corethra*, d'après Weismann (66), le tube digestif passerait de la larve à l'adulte sans subir aucune modification.

Ganin (75), à l'aide de la méthode des coupes, reconnut la présence, dans le tube digestif, au moment de la nymphose, d'anneaux imaginaux : un situé à la région postérieure de l'intestin antérieur, un autre à la limite de l'intestin moyen et de l'intestin postérieur et de nombreuses petites cellules de remplacement dans la paroi de l'estomac.

Kowalevsky (87), étudia d'une façon plus complète ces cellules et ces anneaux imaginaux qu'il retrouva déjà chez de très jeunes larves de *Muscides*. Il montra que tout le tube digestif de l'adulte provenait de la prolifération de ces organes, ainsi que de disques imaginaux, existant autour de la bouche et de l'anus. Dans les genres *Corethra*, *Chironomus*, cet auteur signale seulement des îlots imaginaux dans la paroi de l'estomac. Kowalevsky insiste sur la part prépondérante de la phagocytose pour l'histolyse du tube digestif larvaire.

Van Rees (89), tout en décrivant ces disques imaginaux, ne leur attribue qu'un rôle limité dans la formation du nouveau tube digestif.

Rengel (96), chez le *Tenebrio molitor*, ne trouve pas de limites bien nettes entre les cellules larvaires et les cellules imaginales ; les anneaux imaginaux ne sont pas morphologiquement séparés.

Verson (98) considère, chez le *Bombyx mori*, que ce que les auteurs désignent, à tort, comme les anneaux imaginaux, ne sont que des centres de prolifération servant pour le renouvellement du tube digestif, et fonctionnant déjà durant la période larvaire. Comme, d'autre part, il y a toujours une séparation bien nette entre l'hypoderme et la paroi du tube digestif, il ne peut exister, de ce fait, d'anneaux circumoral et circumanal.

Wandolleck (99), au sujet des nids de cellules imaginales du mésenteron de la nymphe, dit que, chez *Platycera*, « Ich habe an meinen Schnitten nicht derartiges entdecken können und auch Pantel erwahnt nichts davon in seiner Arbeit ».

Anglas (00), pour l'Abeille et la Guêpe, signale dans la région antérieure et dans la région postérieure du tube digestif, des zones de prolifération. Quant à l'intestin moyen, sa régénération se fait à l'aide de cellules mésodermiques qui se placent dans sa paroi ; de jeunes larves d'Abeilles de 5 millimètres ne présentent pas encore ces cellules de remplacement.

Degeener (00), observant le développement du tube digestif de *l'Hydrophilus*, confirme les données de Kowalevsky pour la région antérieure et moyenne du tube digestif, mais diffère de cet auteur, au sujet de la région postérieure ; car, chez ce Coléoptère, l'anneau imaginal ne donnerait pas naissance à toute la portion imaginale postérieure.

Cet exposé historique montre combien la question des anneaux imaginaux du tube digestif est controversée aussi bien au point de vue de leur présence, que de leurs caractères et de leur fonction.

Observations. — J'ai pris comme sujets d'étude d'assez nombreuses larves et pupes de Diptères, dont j'ai fait l'étude comparative des différentes portions du tube digestif.

Anneaux imaginaux antérieurs. — L'étude de la chambre cardiaque ou proventricule montre, à la limite de la paroi de cette chambre et de la portion réfléchie de la valvule, c'est-à-dire à la limite de l'intestin moyen et de l'intestin antérieur, un amas de petites cellules se colorant fortement en bleu par l'hémalun et représentant l'anneau imaginal antérieur.

Chez le *Chironomus*, il se trouve au-dessus de la région glandulaire supérieure, reliant celle-ci à la valvule. Il est compris entre la couche musculaire annulaire et la couche musculaire longitudinale : ses cellules sont de petites dimensions, fortement serrées les unes contre les autres.

Chez la larve d'*Anthomyia*, les cellules de l'anneau antérieur sont de plus grandes dimensions et passent insensiblement aux cellules de la chambre cardiaque ; pourtant elles s'en distingent toujours par leur forte coloration en violet par l'hémalun.

La larve des *Stratiomys* montre des dispositions presque identiques, mais ici, ces cellules sont très nombreuses, fortement serrées les unes contre les autres et toujours de petite taille.

Chez la larve du *Tanypus*, on retrouvera de ces petites cellules, à la partie supérieure du proventricule, réparties soit sur la portion supérieure de la chambre cardiaque, soit sur la valvule.

Dans une larve de *Gastrophilus*, sur le point d'entrer en pupation, je retrouve ces mêmes cellules très allongées et très comprimées, dans la partie supérieure du proventricule.

D'après ces observations, je pense que, chez tous les Diptères, il existe, à la limite de la paroi de la chambre cardiaque et de la portion réfléchie de la valvule, des petites cellules, se colo-

rant fortement par l'hémalun, dont l'ensemble constitue l'anneau imaginal antérieur.

De plus, chez la larve du *Stratiomys*, en avant de l'œsophage, au point où se trouve l'appareil broyeur que j'ai signalé précédemment, il existe des amas de petites cellules fortement colorées par l'hémalun, que je considère comme un disque imaginal.

Chez le *Gastrophilus*, en arrière du pharynx, au point où naissent les pédoncules des disques imaginaux céphaliques, sont situés deux amas de petites cellules bien visibles (fig. 5 pl. I *d b*) et qui fonctionnent comme disques imaginaux, pour régénérer la portion antérieure du tube digestif.

Celle-ci sera donc édifiée par deux disques : le disque pharyngien qui prolifèrera d'avant en arrière et le disque ou anneau cardiaque proliférant d'arrière en avant. C'est ce qu'avait signalé Kowalevsky pour les *Muscides*, et que je retrouve, d'une façon très nette, chez le *Gastrophilus*.

Cellules imaginales de l'intestin moyen. — Wandolleck est le seul auteur qui semble douter de l'existence de ces cellules, pourtant l'examen d'un grand nombre de larves de Diptères m'a convaincu de leur présence constante.

Chez la *Psychoda*, ces cellules sont bien distinctes des cellules larvaires, quoique le plus souvent elles sont intercalées entre ces dernières cellules. La figure 44 (pl. III) montre deux de ces cellules invaginées à la base d'une même cellule larvaire.

Chez le *Chironomus*, comme chez la *Corethra*, je retrouve des faits identiques à ceux signalés par Kowalevsky.

Pour le *Tanypus*, ces petites cellules apparaissent immédiatement en arrière des cellules à prolongements digitiformes. La régénération de cette portion du tube digestif doit probablement se faire par prolifération de ces petits éléments.

Les genres *Simulia*, *Anthomyia*, *Gastrophilus*, *Stratiomys* montrent toujours, dans leurs larves, une séparation bien nette entre les cellules imaginales et les cellules larvaires.

La figure 51 (pl. III), représente une coupe transversale de tube digestif d'une larve du *Gastrophilus*, au début de sa pupation. A la base des grosses cellules larvaires déjà chargées de dépôts uriques, et où les noyaux sont de grosse taille, sont placées de toute petites cellules, groupées au nombre de 3-4 et même à droite, l'on aperçoit une file de neuf cellules. Ces éléments imaginaux, quoique de petite taille, sont bien visibles par suite de leur affinité pour les colorants.

Au point de vue de l'origine de ces cellules de remplacement deux opinions ont été émises. La plupart des auteurs admettent qu'elles sont intestinales, se différenciant soit au moment de la nymphose (Ganin), soit à l'état larvaire (Kowalevsky, Degeener, Karawaiev, Pérez). Anglas admet que ce sont des cellules mésodermiques émigrées. Berlese (01) les considère comme des amœbocytes particuliers, qu'il désigne sous le nom de « splanchnocytes. »

Dans l'examen de jeunes larves on voit ces cellules toujours à leur place définitive. La figure 43 (pl. III) représente la coupe du tube digestif d'une très jeune larve du *Gastrophilus* recueillie au commencement de son deuxième stade. Elle diffère très peu de la coupe précédente décrite chez une jeune pupe. Comme chez cette dernière l'on trouve, à la base des cellules intestinales larvaires, de petites cellules qui ici sont isolées et peu nombreuses sur une même coupe, deux seulement dans la coupe figurée.

Chez le *Stratiomys*, j'ai constaté des faits identiques. Il semble donc que chez les Diptères, il existe toujours à l'état larvaire, dans l'intestin moyen, des cellules imaginales qui, quoique distinctes des cellules larvaires, sont probablement de même origine que celles-ci.

Anneaux postérieurs imaginaux. — A la limite de l'intestin moyen et de l'intestin postérieur se trouve un anneau imaginal que Kowalevsky décrit, chez les *Muscides*, comme postérieur aux tubes de Malpighi et que Degeener trouve, chez l'*Hydrophilus*, placé antérieurement à ces tubes.

Dans le *Tanypus*, cet anneau est à la hauteur des tubes de Malpighi et il est formé de nombreuses petites cellules.

Chez le *Gastrophilus*, je le trouve un peu en arrière de l'insertion de ces tubes.

Comme pour l'intestin antérieur, je constate que, chez le *Gastrophilus*, cet anneau n'est pas la seule région régénératrice de l'intestin postérieur. Dans la région rectale on trouve une autre région proliférâtrice : Karawaiev, chez les *Fourmis* et l'*Anobium*, l'avait déjà indiquée.

Degeener signale de même, dans l'intestin postérieur de l'*Hydrophilus*, un réseau de cellules imaginales.

Je vais examiner maintenant, en détail, comment se font l'histolyse et l'histogenèse dans chacune des régions du tube digestif, en subdivisant mon exposé en deux chapitres comprenant l'un l'étude de l'épithélium et l'autre celle des muscles.

HISTOLYSE ET HISTOGENÈSE DU TUBE DIGESTIF

ÉPITHÉLIUM

Région antérieure. — Pour Ganin (75), Kowalevsky (87) et Degeener (00), l'intestin antérieur est complètement détruit et sa régénération totale se fait par les disques imaginaux.

Van Rees et Lowne admettent que la régénération par les disques n'est que partielle, et l'édification de cet intestin antérieur se fait en grande partie par une transformation sur place des cellules larvaires.

Karawaiev, chez le *Lasius* comme chez l'*Anobium*, observe le passage de l'intestin antérieur de la larve à l'imago.

Quant au mode de disparition des éléments larvaires, elle se ferait, d'après Kowalevsky et Degeener, par une intervention active des phagocytes et, d'après Rengel (96), chez le *Tenebrio*, par une simple dégénérescence sans phagocytose.

Observations. — J'ai étudié à ce point de vue seulement le *Gastrophilus*. Chez cet Insecte, j'admets qu'une dégénérescence de l'ancien épithélium larvaire a lieu, que sa disparition peut se faire par phagocytose et que l'histogenèse a lieu exclusivement par prolifération de cellules provenant des disques buccaux et de l'anneau imaginal antérieur. La figure 48 (pl. III) montre l'ensemble de ces processus, elle représente la coupe longitudinale de l'intestin antérieur vers le douzième jour de la nymphose.

Dans certaines régions, des cellules larvaires *(c l)* sont dentelées sur leurs bords externes sans qu'il y ait intervention de phagocytes; leurs noyaux conservent encore leurs caractères normaux, mais le protoplasma est en dégénérescence ; on voit même, dans la cavité digestive, des cellules *(c l')* de la paroi larvaire peu dégénérées et à peine séparées les unes des autres.

En d'autre points, les *Körchenkugeln (k)* sont nombreux et s'enfoncent plus ou moins profondément dans l'épithélium larvaire.

Quant à l'histogenèse de cet intestin antérieur, elle s'opère par la prolifération des cellules *(c i)* provenant soit de la région cardiaque, soit de la région orale et, dans la coupe figurée, celles-ci n'ont pas encore complètement régénéré l'épithélium, car, entre elles, on trouve une région occupée encore par les cellules larvaires. Ces dernières cellules ne tardent pas à disparaître, soit par le fait de leur propre dégénérescence sur place ou dans la cavité digestive, soit qu'elles sont emportées partiellement par les *Körnchenkugeln*.

Les cellules imaginales sont d'abord non individualisées, leurs noyaux, très chromatophiles, sont très rapprochés les uns des autres, et plongés dans une masse protoplasmique dans laquelle l'on ne distingue aucun contour cellulaire. Les limites des cellules épithéliales n'apparaissent bien nettement qu'au vingtième jour de la pupation, les cellules ont alors leurs dimensions définitives et constituent par leur ensemble un épithélium cylindrique.

Proventricule. — Quant à la région proventriculaire, Kowalevsky en a suivi la disparition chez les *Muscides*, c'est aux dépens de la paroi inférieure œsophagienne que se forme un diverticule.

Chez le *Chironomus*, j'ai constaté des faits identiques à ceux signalés par Kowalevsky. La disparition du proventricule a lieu très rapidement par prolifération du disque et, en avant sur la face ventrale, se forme un petit diverticule œsophagien.

J'ai représenté (fig. 47, pl. III) une coupe transversale faite presque à la partie supérieure du proventricule d'une jeune pupe de *Gastrophilus*.

La paroi de la valvule est entourée périphériquement par une couche de nombreuses cellules imaginales englobant les cellules dégénérées, soit musculaires, soit épithéliales. Dans les cellules de la partie réfléchie de la valvule l'on ne reconnaît que faiblement les contours cellulaires ; les noyaux de grosse taille sont uniformément colorés par l'hémalun ; il en est de même pour l'épithélium de la portion directe où le protoplasma dégénère.

Quant à la paroi cardiaque, elle est entourée, du côté interne, par de semblables cellules imaginales. Sur cette figure se voit encore le noyau d'une cellule larvaire et là, comme pour la valvule, il n'y a pas lieu d'invoquer, même secondairement, l'intervention phagocytaire au cours de l'histolyse.

Région moyenne. — Les auteurs, qui ont étudié l'histolyse et l'histogenèse de cette région, ont montré le grand développement que prennent les cellules imaginales : les îlots se rejoignent l'un à l'autre et, de ce fait, rejettent à l'intérieur les cellules larvaires ; celles-ci ont déjà subi une dégénérescence.

Je retrouve chez les *Chironomus* et *Simulia* des faits identiques à ceux précédemment décrits. Comme l'indiquent les figures 45 et 50 (pl. III), les cellules larvaires s'hypertrophient, leur protoplasme devient fortement éosinophile, leur noyau, où l'on distingue vaguement le boyau chromatique, est rejeté à la

périphérie. A l'intérieur de la cavité digestive tombent des fragments de ces cellules ; puis leur protoplasme se liquéfie rapidement, tandis que les noyaux restent encore visibles plus longtemps ; ceux-ci ont d'abord une forme sphérique et se colorent uniformément en bleu par l'hémalun puis, finalement, ils se fragmentent. Quelquefois, la partie terminale de la cellule hypertrophiée se détache de la partie basilaire et tombe dans la cavité digestive.

Durant la dégénérescence de ces cellules, où l'on ne trouve aucune trace de phagocytose, les petites cellules imaginales s'anastomosent les unes aux autres par des prolongements protoplasmiques, constituant ainsi un réseau où les nœuds sont formés par des îlots imaginanx et où les mailles sont occupées par les cellules larvaires. Par de nouvelles anastomoses des cellules imaginales, de nouveaux réseaux se forment dans les anciennes mailles et, finalement, tout autour des cellules larvaires en dégénérescence, s'établit la paroi du tube imaginal, formée de cellules plus petites que les cellules larvaires et se colorant assez fortement en bleu par l'hémalun. Dans cette paroi les limites cellulaires apparaîtront beaucoup plus tard.

Le *Gastrophilus* présente une modification de ce processus. Dans les cellules larvaires en dégénérescence, le noyau subit de bonne heure une chromatolyse ; la figure 51 (pl. III) montre un noyau se colorant uniformément et ne présentant plus qu'une tache chromatique ; mais une autre particularité se produit dans le protoplasme. On voit s'y accumuler en masses centrales des composés jaune verdâtre, dus probablement à des substances uriques. Celles-ci se déposent dans des mailles protoplasmiques ne se colorant presque plus. Ces amas se retrouvent dans toutes les cellules larvaires de l'intestin moyen. Par la croissance des petites cellules imaginales, l'ensemble de ces cellules larvaires et de leurs amas d'excrétion se trouve rejeté dans la nouvelle cavité digestive constituant un méconium qui est expulsé par l'imago à sa sortie de l'enveloppe nymphale.

Le résultat de ces observations est que, chez les Diptères, l'histolyse de l'intestin moyen a lieu par dégénérescence simple des cellules larvaires. Durant cette histolyse, il s'amasse quelquefois des composés uriques *(Gastrophilus)*. Jamais la phagocytose n'intervient dans cette dégénérescence.

L'histogenèse de cette portion du tube digestif a lieu par prolifération des éléments des îlots imaginaux.

Région postérieure. — Kowalevsky considère que l'histolyse et l'histogenèse de cette région est identique à celles de l'intestin antérieur.

Van Rees et Karawaiev admettent qu'une partie seulement de l'intestin postérieur se régénère par le disque imaginal. Chez les *Fourmis* et *Anobium* (Karawaiev) (98) et (00), le passage de l'intestin postérieur se fait sans modifications, sauf une région où l'épithélium présente deux sortes de lamelles de dimensions différentes ; les petites lamelles formées de petites cellules sont destinées à remplacer les autres qui dégénèrent.

Degeener (00) trouve que l'intestin grêle provient de l'anneau imaginal et que le rectum dérive de cellules en îlots.

Chez le *Gastrophilus*, j'ai constaté des faits presques identiques à ceux que j'ai déjà signalés pour l'œsophage. L'intestin grêle provient de la prolifération des cellules du disque imaginal avoisinant les tubes de Malpighi.

La disparition des cellules larvaires de cette portion du tube digestif a lieu, de la même façon que pour l'œsophage, par dégénérescence suivie généralement, plus ou moins rapidement, de l'intervention de *Körnchenkugeln*.

Dans la portion rectale les lamelles sont renouvelées par la prolifération des cellules placées à la base de ces organes.

Comme pour l'intestin antérieur, chez le *Gastrophilus*, l'épithélium de l'intestin postérieur provient de deux disques ou anneaux placés aux extrémités de cette portion du tube digestif.

MUSCULATURE

J'envisagerai ici l'ensemble de la musculature du tube digestif au point de vue de son histolyse et de son histogenèse.

Historique. — Au point de vue de l'histolyse : Kowalevsky et Van Rees considèrent que la disparition des muscles a lieu par phagocytose ; pour Rengel (96), celle-ci ne se ferait pas par phagocytose, mais par une dégénérescence chimique ; de même Karawaiev ne trouve pas de phagocytes durant la chute de cette musculature. Verson (98) constate, chez le *Bombyx mori*, une modification des muscles suivie ensuite de l'intervention phagocytaire.

Degeener (00), chez l'Hydrophilus, trouve que les noyaux musculaires disparaissent en partie par l'action des phagocytes, en partie par dégénérescence.

Quant à la formation des nouveaux muscles, les opinions sont très variées. Pour les uns, ils dériveraient des noyaux larvaires qui se sont maintenus [Ganin (75), Rengel (96)] : pour les autres, ils sont dus aux cellules en fuseau qui apparaissent en même temps que les leucocytes [Verson (98), Degeener (00)] ces cellules en fuseau proviendraient de portions mésodermiques des anneaux imaginaux [Kowalevsky (87)].

Van Rees considère les cellules musculogènes comme dérivant des anneaux imaginaux et elles sont difficiles à distinguer, au début, des cellules épithéliales.

Observations. — Chez le *Chironomus*, les muscles se disloquent durant la période nymphale. Certains de leurs noyaux s'isolent, formant des sphères colorables en rouge par l'éosine et présentant un centre chromatique ; d'autres augmentent considérablement de volume et semblent dégénérer. Je ne puis donner aucune appréciation certaine sur la destinée de ces sphérules, ni sur la formation des nouveaux muscles ; cepen-

dant je suis porté à croire que ces derniers s'édifient aux dépens de cellules dérivant du disque imaginal, mais la petitesse des éléments m'a empêché d'en suivre toute la genèse.

Chez le *Gastrophilus*, les muscles du tube digestif se maintiennent encore assez longtemps intacts pendant que se produit la disparition des éléments épithéliaux larvaires (fig. 51, pl. III). Mais ces muscles subissent eux aussi une dégénérescence et dans la figure 47 (pl. III), montrant la prolifération de l'anneau imaginal cardiaque, les muscles digestifs ont perdu leur striation, ils se sont fortement gonflés et c'est autour de leur masse dégénérée que les phagocytes se localisent. On a là une preuve très nette que la phagocytose n'intervient qu'après un commencement de dégénérescence visible au microscope.

Quant à l'histogenèse des muscles digestifs je crois, sans pouvoir l'affirmer catégoriquement, qu'elle se fait par les anneaux imaginaux. Dans une pupe de quinze à vingt jours, la paroi de la région æsophagienne apparaît, en section transversale, colorée uniformément par l'hémalun, sans qu'il y ait indication de limites cellulaires. Dans cette masse protoplasmique, les noyaux sont tous identiques, très chromatophiles et disposés soit du côté de la cavité digestive, soit à la périphérie, du côté externe. Ceux placés vers la lumière ont leur grands axes dirigés perpendiculairement à la surface de cette paroi, les autres sont parallèles à cette surface.

Dans une pupe de vingt à vingt-cinq jours (fig. 54, pl. IV), les noyaux ont toujours conservé leurs caractères, mais les différenciations cellulaires ont apparu. Les noyaux internes sont ceux d'un épithélium cylindrique ; quant aux noyaux périphériques, ils deviennent des noyaux musculaires. D'après l'examen de ces deux séries de coupes, il semble qu'il y ait une origine commune entre les cellules épithéliales et les cellules musculaires.

Dans la région rectale, les cellules musculaires imaginales ont la forme en fuseau décrite par les auteurs, mais ici l'on peut très bien suivre l'origine de ces myocytes. Ils dérivent

tous de la région anale par prolifération des disques imaginaux ectodermiques. Ce sont donc des cellules mésenchymateuses qui ont même origine que celles des muscles de l'aile ou des pattes, c'est-à-dire ectodermiques.

Résumé. — 1° La larve du *Stratiomys* possède à la région postérieure du pharynx un appareil triturateur ;

2° La larve du *Tanypus* a une valvule cardiaque prismatique divisée par des septa et en arrière de laquelle sont des cellules spéciales à prolongements digitiformes ;

3° Le revêtement en brosse des cellules épithéliales de l'intestin moyen, se retrouve chez toutes les larves de Diptères;

4° Au point de vue physiologique, la valvule cardiaque et l'intestin grêle servent de sphincters. Chez les larves des *Culex* et *Psychoda* tout le tube digestif a une réaction alcaline ;

5° Chez toutes les larves de Diptères, que j'ai étudiées, l'on trouve dans le tube digestif deux anneaux imaginaux : l'un, situé à la limite de l'intestin antérieur et de l'intestin moyen, l'autre entre l'intestin moyen et l'intestin postérieur. Dans la paroi épithéliale de l'intestin moyen se trouvent, même chez de très jeunes larves, des îlots de cellules imaginales.

Chez le *Gastrophilus* et le *Stratiomys*, en arrière du pharynx, sont situés des disques buccaux. Le *Gastrophilus* présente aussi un disque anal.

6° La disparition de l'épithélium du tube digestif a lieu surtout par dégénérescence sans qu'il y ait une intervention active des phagocytes. Elle a lieu en même temps que se fait la prolifération des cellules des disques.

7° Les muscles larvaires du tube digestif dégénèrent et quelquefois, secondairement, sont détruits par phagocytose *(Gastrophilus.)*

8° Les muscles du tube imaginal se forment à l'aide, soit de cellules provenant des anneaux imaginaux et se différenciant assez tard des cellules épithéliales, soit de myocytes en fuseau provenant du mésenchyme des disques.

GLANDES SALIVAIRES

LEUR ÉTUDE CHEZ LES LARVES

L'attention des histologistes avait été attirée vers ces organes après la belle description de Balbiani du noyau des glandes salivaires de la larve du *Chironomus plumosus*.

Sans entrer dans le détail historique au sujet de cette question, je relaterai que dernièrement, Vallé, s'occupant des glandes des Diptères, consacre une dizaine de pages aux glandes salivaires de quelques espèces et conclut d'une façon générale que : « les glandes salivaires des Diptères (larves) sont au nombre de deux. Leur forme extérieure est cylindrique, elles sont plus ou moins rectilignes ou enroulées sur elles-mêmes. Leur extrémité postérieure ne dépasse jamais le milieu du corps, même lorsqu'on tient ces glandes en extension. Elles ont un canal excréteur commun qui s'ouvre à l'union du pharynx et de la cavité buccale à la partie ventrale de cette dernière ». Cet auteur ne signale aucune exception.

Cependant, j'ai trouvé, chez un certain nombre de larves *(Tanypus*, *Culex)*, des glandes salivaires presque sphériques. Chez d'autres *(Chironomus*, *Psychoda)*, ces glandes sont ovoïdes et chez la *Simulia*, comme le figure Miall, ces organes atteignent de très grandes dimensions, car après s'être étendues bien en arrière de la moitié du corps, elles se replient en avant en forme d'un U à branches inégales.

Comme l'indique Vallé, en général, le canal excréteur commun s'ouvre à l'union du pharynx et de la cavité buccale. C'est ce qu'on voit dans les genres *Eristalis*, *Musca*, *Anthomyia*

et *Gastrophilus*, mais chez la *Simulia*, ainsi que le montre la figure 4 (pl. I), le canal excréteur de ces glandes est indépendant du tube digestif ; il est parallèle à l'œsophage et vient s'ouvrir en dessous de la bouche.

Au point de vue histologique, Vallé décrit très sommairement des noyaux réticulés ; cependant les travaux classiques de Balbiani, que l'auteur, d'ailleurs, n'a pas cités, indiquent chez les larves des *Chironomus* un cordon chromatique strié transversalement, en forme de chapelet, avec des parties colorables et non colorables, et dont les extrémités aboutissent à deux nucléoles irréguliers.

J'ai retrouvé ce cordon chromatique avec des stries transversales bien tranchées dans les glandes salivaires du *Tanypus* et de la *Simulia*, mais ici, les nucléoles terminaux n'étaient pas aussi nets que chez le *Chironomus*.

Le rôle de ces glandes salivaires est peu connu. Chez les larves de *Simulies*, de quelques *Cécidomyides* et *Mycétophiles* leur sécrétion sert à la confection d'un cocon avant la nymphose.

J'ai précédemment indiqué chez la *Simulie*, que la sécrétion, qui est solide, est formée d'une substance particulière intermédiaire entre la fibroïne et la chitine.

L'étude de coupes pratiquées chez des larves commençant à confectionner ce cocon montre dans l'intérieur de ces glandes, un passage insensible entre le protoplasme des cellules de ces organes et la substance excrétée. La hauteur des cellules glandulaires varie : dans certaines, elle est très faible. Je pense que l'élaboration de la bave se fait progressivement aux dépens du protoplasme par sécrétion mérocrine, ainsi que l'indique Vallé, mais les échappées de substance que cet auteur figure (fig. 2, pl. II), semblent dues à des ruptures de cellules au moment de la fixation ou de la confection des coupes.

HISTOLYSE DES GLANDES SALIVAIRES

Historique. — Cette histolyse n'a pu être étudiée qu'au moyen de la méthode des coupes.

Ganin (75) admet que leurs cellules subissent une dégénérescence graisseuse et font place à des cellules nouvellement formées, sans établir de rapport entre les deux phénomènes.

Viallanes (82) dit que les éléments cellulaires des glandes salivaires, comme ceux des trachées, ne dépérissent pas et ne meurent pas au moment de la transformation, mais qu'ils prennent un surcroît d'activité et prolifèrent. Les cellules larvaires augmentent de volume, leur noyau qui s'est également accru est rejeté tout à fait à la périphérie et, dans des points du protoplasme, éloignés du noyau, apparaissent des cellules filles qui augmentent en nombre et l'envahissent tout à fait. La glande salivaire n'est bientôt plus formée que de cellules embryonnaires typiques ; puis ces cellules embryonnaires se séparent les unes des autres et se dispersent dans la cavité générale de la nymphe.

Kowalevsky (87) trouve dans la disparition des glandes salivaires des *Muscides* un objet très favorable pour la phagocytose ; mais il est très rare de la constater, car elle a lieu dès le début de la nymphose, de la dixième à la vingt-quatrième heure de celle-ci. Les leucocytes vides ou déjà chargés de débris d'autres tissus attaquent les cellules glandulaires ayant leurs noyaux parfaitement normaux, et ce n'est que plus tard que ceux-ci seront digérés par les phagocytes.

Van Rees (89) n'a pas constaté que les leucocytes interviennent d'une façon active dans la destruction des glandes salivaires et, bien qu'il ait vu les glandes salivaires de toutes les pupes de *Musca* qu'il a étudiées dégénérer et disparaître dans leur totalité, sans intervention phagocytaire, cet auteur admet l'opinion de Kowalevsky et pense que la différence de leurs observations tient à ce que ses recherches ont porté exclusivement

sur des matériaux recueillis en mars, mai et juin (époque où les métamorphoses ont lieu lentement), tandis que les pupes examinées par Kowalevsky étaient du mois de juillet.

De Bruyne (98) trouve, chez la *Musca*, que les leucocytes n'entourent pas les cellules glandulaires dans les deux premiers jours de la nymphose. Le cytoplasme se creuse de vacuoles, de déchirures, preuves d'un commencement de dégénérescence et, à partir du troisième jour, des cellules sanguines et des phagocytes déjà chargés de résidus tissulaires les entourent, probablement amenés là par chimiotaxie et, pour lui, la coopération des leucocytes ne peut toutefois pas être considérée comme de valeur absolument secondaire.

Nötzel (98), chez la *Sarcophaga*, ne pense pas que sûrement les fragments de la glande salivaire soient absorbés par les cellules sanguines, en tout cas ces dernières ne pénètrent pas dans l'intérieur de la glande.

Lowne (92), n'a pas été aussi fortuné que Kowalevsky, et cependant il n'a pas de doute que ces glandes disparaissent par les phagocytes. L'histolyse de ces glandes ayant lieu à une période plus tardive que celle des autres organes, l'auteur admet que c'est là l'indication que les *Muscides* descendent d'Insectes chez lesquels les glandes salivaires servaient à la confection d'un cocon.

Karawaiev (98), pour *Lasius flavus*, admet qu'il y a une simple dégénérescence dont la durée est assez longue. Durant celle-ci, la cavité de la glande disparaît ainsi que les limites des cellules glandulaires ; il se forme un cordon plasmatique contenant les restes des noyaux dégénérés, puis il se produit, dans son intérieur, des vacuoles sphériques et il se sépare des sphérules de différentes grosseurs.

Anglas (00), chez d'autres Hyménoptères, constate une dégénérescence analogue, ayant lieu aussitôt après que la sécrétion du cocon est achevée, et ce n'est que lorsque cette dégénérescence est déjà assez avancée (cellules ayant perdu leur contour, protoplasme devenu vacuolaire et noyaux fragmentés), que les

leucocytes interviennent, mais jamais en très grand nombre, « on ne peut jamais constater qu'ils agissent comme phagocytes ». Cet auteur conclut que les leucocytes n'interviennent qu'après la dégénérescence des cellules des glandes de la bave, mais dans le groupe étudié il n'y a pas de *Körnchenkugeln*.

Berlese (00), affirme que jamais les glandes salivaires n'ont subi l'atteinte des leucocytes.

Kellogg (01) étudie la phagocytose dans le développement post-embryonnaire de deux Diptères.

Chez l'*Holorusia*, dont la durée de pupation est de douze jours, dès la vingt-quatrième heure dans les glandes salivaires le noyau perd sa forme, le cytoplasme devient vacuolaire et aucun phagocyte n'apparaît.

Dans le genre *Blepharocera*, dont la nymphose se passe en dix-huit jours, l'intervention des phagocytes est très active.

Cet auteur conclut que le phagocytose ne dépend pas de la durée de la nymphose.

En résumé, l'histolyse des glandes salivaires est très controversée.

Pour les uns (Ganin et Karawaiev), elle correspond à une simple dégénérescence sans intervention d'autres éléments, et Berlese affirme cette absence de phagocytose.

Pour les autres auteurs, les phagocytes interviennent dans cette disparition.

Cette intervention a lieu dès le début, avant toute modification (Kowalevsky), ou bien elle se produit après un commencement de dégénérescence (de Bruyne et Anglas).

Quant à Van Rees et Lowne, quoi qu'ils n'aient pas constaté *de visu* cette phagocytose, ils l'admettent. Pour Van Rees, cette intervention serait en relation avec la durée de la nymphose.

Le travail récent de Kellogg, paru après ma note préliminaire, indique que la phagocytose ne dépend pas de cette durée et n'existe pas toujours chez les Diptères.

Observations. — J'ai spécialement étudié l'histolyse des glandes salivaires chez les genres *Chironomus*, *Simulia* et *Gastrophilus*.

Chez le *Chironomus*, cette histolyse est une simple dégénérescence graisseuse qui apparaît dès les premières heures de la nymphose et, qui peut se poursuivre, dans certains cas, même chez l'adulte.

Au début, la glande perd son lumen et constitue alors une masse compacte (fig. 52, pl. IV).

Dans le protoplasme des cellules glandulaires se creusent de nombreuses vacuoles *(v)* dont le contenu est coloré en noir, dans les pièces fixées au Flemming. La vacuolisation est d'abord faible, surtout périphérique. Puis les petites taches graisseuses, par leur union, constituent des sphérules de plus en plus grandes et dans certaines cellules comme *(a)*, il ne reste plus qu'un faible réseau protoplasmique circonscrivant une grande plage graisseuse centrale et de nombreuses petites vacuoles périphériques.

La dégénérescence se produit presque en même temps dans toutes les cellules glandulaires, cependant elle semble progresser d'avant en arrière : la plupart des cellules antérieures étant plus fortement vacuolisées que les cellules postérieures, et leurs noyaux plus profondément modifiés.

Quelles sont les modifications subies par ces noyaux ?

Sur des coupes colorées, soit à la safranine, soit à l'hémalun, j'ai toujours constaté que, dès le début de la nymphose, le cordon chromatique perd sa striation transversale, constituant ainsi un boyau uniforme ; puis celui-ci se fragmente d'une façon irrégulière tout en étant enfermé dans une membrane nucléaire bien distincte, comme cela est figuré en *n* (fig, 52, pl. IV). Cette membrane disparaît ensuite, mais les fragments chromatiques sont toujours disposés au centre d'une aire claire (*n' n''*) puis, finalement, les portions chromatiques se réduisent, l'aire claire s'atténue et disparaît et les cellules glandulaires ne renferment dans leur intérieur que des vacuoles graisseuses.

Ces cellules, limitées par une zone protoplasmique, conservent pendant très longtemps leur contenu primitif ; leur membrane protoplasmique disparaît elle-même, leurs bords s'estompent et les cellules disparaissent.

L'histolyse des glandes salivaires du *Chironomus* a donc lieu par une simple dégénérescence graisseuse se produisant sur place au sein des cellules, sans qu'il y ait intervention de cellules étrangères.

A la dernière période de cette transformation on voit quelques rares cellules adipeuses en contact avec les restes de la glande ; mais un grand nombre de ces cellules glandulaires, quoiqu'en état très avancé de dégénérescence, ne présentent en aucun point des éléments étrangers.

La durée de la destruction de ces organes est très longue, relativement à la période de nymphose, car l'histolyse se produit dès le début de la nymphose et peut se poursuivre quelquefois chez l'imago ; c'est ce que j'ai constaté chez des *Chironomus* que j'ai élevés en septembre, et dont les larves se transformaient en adultes en deux ou trois jours. Chez celles-ci, les phénomènes d'histolyse ont été incomplets durant la nymphose, et j'ai obtenu des adultes avec des cellules glandulaires larvaires, vésiculeuses et isolées, et dont quelques-unes étaient entourées par quelques cellules adipeuses.

Je conclus que, pour le *Chironomus*, quoique la nymphose ait lieu en très peu de temps, l'histolyse est une simple dégénérescence graisseuse des cellules larvaires, sans intervention phagocytaire.

Chez la *Simulia*, où les glandes salivaires sont très développées, l'intervention phagocytaire est presque nulle.

Après la confection du cocon, à l'aide de la bave provenant de ces glandes, les noyaux n'ont plus de contours bien nets, la chromatine constitue des amas assez compacts, puis ces granulations se disséminent ou bien constituent des masses irrégulières plus ou moins allongées. Quant au protoplasme, il se colore vivement en violet et bien que, dans

quelques cellules, son épaisseur soit très faible par suite de la sécrétion, il conserve un contour bien défini.

Dans une pupe d'un jour, ce protoplasme se vacuolise et surtout se fragmente, ceci aussi bien pour les cellules glandulaires que pour les cellules du canal, sauf cependant pour les petites cellules imaginales qui se trouvent à l'entrée du canal commun.

Par suite de cet émiettement, les cellules prennent un aspect déchiqueté ; elles s'isolent les unes des autres et donnent naissance à des sphérules colorables en violet par l'hémalun.

Quelques rares leucocytes se placent dans le voisinage de ces cellules, ceux-ci sont toujours isolés et souvent de taille différente ; s'ils ont une action sur l'histolyse de ces glandes, elle est de peu d'importance et aucun fait ne permet d'affirmer cette intervention.

L'histolyse des glandes salivaires, chez la *Simulia*, a lieu par dégénérescence, se traduisant par une vacuolisation et surtout par une fragmentation des cellules et où l'intervention phagocytaire peut être considérée comme nulle.

Si, chez le *Chironomus* et la *Simulia*, les phagocytes n'interviennent pas ou agissent très faiblement, dans l'histolyse des glandes salivaires, il n'en est pas de même chez le *Gastrophilus*.

Les cellules des glandes salivaires de l'Œstre du cheval ont, comme tous les organes glandulaires, un protoplasme se colorant par l'hémalun en bleu violacé. Au début de la nymphose ce protoplasme se creuse d'un grand nombre de vacuoles et, pendant que cette vacuolisation se produit, a lieu une intervention active de phagocytes déjà chargés de débris d'autres tissus (fig. 53, pl. IV) ; le contenu de ces *Körnchenkugeln* forme des plages en grande partie éosinophiles. Quant aux noyaux de ces cellules glandulaires, ils conservent leur forme sphérique ; les portions chromatiques se fragmentent, leurs débris s'allongent et disparaissent en très grande partie.

La vacuolisation du protoplasme se poursuit et les cellules prennent différents aspects : souvent il se sépare de grandes

bandes protoplasmiques réunies les unes aux autres par de faibles travées, mais en même temps a lieu une fragmentation de la cellule et une production de sphérules bleuâtres souvent placées entre les phagocytes.

Quant aux phagocytes, ils prennent de grandes dimensions, se fusionnent en des syncytium dans lesquels sont placés leurs noyaux, de forme allongée, avec leur nucléole bien net. Dans l'intérieur de ces éléments, à côté des plages rouges se reconnaissent des aires colorées en bleu, ceci dans les préparations colorées à l'éosine et à l'hémalun.

Ces phagocytes dessinent exactement le contour rongé des cellules et englobent dans leur intérieur les sphérules provenant de la fragmentation des glandes.

La figure 53 (pl. IV), montre un de ces syncytium phagocytaires qui a troué la cellule salivaire *(s)*, celle-ci a son protoplasme vacuolisé et son bord droit montre deux travées protoplasmiques, *t*, séparant deux masses phagocytaires. Le syncytium supérieur est très développé, s'avance dans la cellule au voisinage du noyau et contient un sphérule *(c)* d'assez grande dimension. Le noyau de la cellule glandulaire a conservé sa forme sphérique et renferme, dans son intérieur, de nombreux filaments chromatiques, provenant de l'allongement des nucléoles.

Très souvent les noyaux de la glande se condensent en masse, se colorant fortement en violet foncé par l'hémalun et disparaissant, soit par suite de l'attaque des phagocytes, soit par leur transformation en sphérules se colorant fortement par l'hémalun.

En résumé, chez le *Gastrophilus*, les glandes salivaires subissent dès le début de la nymphose des phénomènes de dégénérescence se traduisant extérieurement par une vacuolisation protoplasmique, par la formation de sphérules et par des modifications nucléaires. L'attaque par les *Körchenkugeln* se produit avant que la dégénérescence soit complètement achevée, mais a toujours lieu après le début de cette dégénérescence.

Dans des coupes de glandes salivaires, en complète histolyse, on ne trouve plus, dans la région de ces organes, que des phagocytes bourrés de sphérules fortement colorés par l'hémalun et entre ces éléments de nombreux sphérules libres et de différentes grosseurs.

La phagocytose, chez le *Gastrophilus*, ne peut être niée; elle agit sur les glandes salivaires déjà modifiées. Elle sert surtout au transport des éléments histolysés, et elle ne remplit cette fonction que d'une façon incomplète.

L'attaque par les phagocytes suit toujours la dégénérescence, celle-ci se traduisant par des modifications histologiques.

Ainsi, dans les trois types que j'ai spécialement étudiés, on voit que :

Dans les genres *Chironomus* et *Simulia* l'intervention des phagocytes est nulle ou contestable; chez le *Chironomus*, l'histolyse est le résultat d'une dégénérescence graisseuse se faisant sur place; chez la *Simulia*, c'est une vacuolisation et surtout une fragmentation; chez le *Gastrophilus*, l'intervention des phagocytes est très visible; mais ceux-ci n'agissent que lorsque les cellules ont subi le début de leur dégénérescence.

Résumé. — La disparition des glandes salivaires chez les Diptères est toujours le fait de phénomènes de dégénérescence (dégénérescence adipeuse, fragmentation ou vacuolisation).

Les phagocytes n'interviennent pas toujours dans la disparition de ces organes.

Cette intervention phagocytaire ne dépend pas de la durée de la nymphose. En effet, chez le *Chironomus* et la *Simulia* où cette durée est de deux à cinq jours, cette intervention est nulle alors que chez le *Gastrophilus*, qui reste à l'état de pupe durant un mois, les phagocytes ont une intervention très active.

TUBES DE MALPIGHI

LEUR ÉTUDE CHEZ LES LARVES

Les tubes de Malpighi, chez les larves de Diptères, sont en général au nombre de quatre. Cependant, les larves des *Culex* et des *Psychoda*, si semblables d'ailleurs au point de vue de leur appareil respiratoire, présentent aussi chacune cinq tubes de Malpighi.

Sans entrer dans le détail de leur anatomie, je ne m'occuperai que de la particularité, que présentent certains de ces tubes, de contenir du carbonate de calcium.

En 1879, Batelli, dans sa monographie de la larve d'*Eristalis tenax*, indique la présence de quatre tubes de Malpighi : deux supérieurs et deux inférieurs. Les deux supérieurs, après avoir suivi le tube digestif, s'infléchissent en un gros sac décrit déjà par Lyonnet et Dutrochet. Le contenu de ce sac est granuleux, blanchâtre ; sous l'action de l'acide nitrique, il se produit une forte effervescence et une disparition immédiate des granules, réaction indiquant la présence d'un carbonate ; la recherche de la base permet d'y déceler de la chaux et de la magnésie, celle-ci en quantité prépondérante.

Plus récemment, Pantel (98), chez le *Thrixion Halidayanum*, du groupe des *Tachinaires*, indique des faits identiques. L'étude complète des tubes de Malpighi lui montre : deux tubes postérieurs venant déboucher en un même point, deux tubes antérieurs diamétralement opposés et débouchant au même niveau que les autres. Les antérieurs ont une ampoule terminale, ovalaire, recourbée, à parois très minces ; lorsque l'am-

poule est vidée, les cellules, très aplaties, sont difficiles à voir dans les coupes transversales. Le contenu de ces ampoules est blanchâtre, formé de sphérules, dont le diamètre est de 0 μ,8 à 3 μ,8 et surtout constitué de calcaire.

Pantel signale la même disposition chez une autre larve de *Tachinaire*, parasite d'une chenille.

J'ai signalé des faits semblables dans la larve de *Stratiomys*.

Les tubes de Malpighi de la larve du *Stratiomys* sont au nombre de quatre, comme chez la plupart des Diptères, mais ici ils viennent aboutir à une ampoule commune débouchant sur l'intestin terminal (fig. 49, pl. III). Cette disposition se retrouve chez l'adulte.

De ces quatre tubes, deux sont marginaux ou externes *(te)*, comprenant entre eux les deux autres que je désignerai sous le nom de tubes internes *(ti)*.

Les deux tubes externes ont l'allure générale des tubes de Malpighi des autres Insectes, avec leur couleur jaune verdâtre et leur paroi formée de cellules bien nettes. Après injection d'une solution physiologique de bleu de méthylène, ils se colorent en bleu intense. Leur fonction est nettement rénale.

Les deux tubes internes sont bien différents, soit comme structure, soit comme contenu. Celui-ci est blanchâtre, granuleux. Les granules ont la dimension et l'aspect de ceux observés par Pantel dans la larve du *Thrixion*.

L'analyse microchimique m'a permis de déceler la nature de ce contenu. Sous l'action de l'acide chlorhydrique faible, on voit très nettement, au microscope, une effervescence indiquant un carbonate. La solution obtenue a été ensuite traitée, soit par de l'oxalate de potassium, soit par l'acide sulfurique.

L'oxalate a donné naissance aux octaèdres très nets, caractéristiques de l'oxalate de calcium et l'acide sulfurique à des cristaux allongés, souvent groupés. Ces deux réactions indiquent un sel de calcium, et la quantité des précipités obtenus, permet d'affirmer que le contenu est presque totalement formé de granules de calcaire.

L'emploi de phosphate d'ammonium en solution ammoniacale ne m'a donné aucun précipité; par suite, il n'y a aucune trace de magnésie.

Quant à la paroi de ces tubes internes, elle est formée d'une pellicule très mince à cellules très aplaties rappelant celle de l'ampoule terminale des tubes de Malpighi antérieurs de la larve du *Thrixion;* mais ici, tout le tube a subi cette transformation. Après injection de bleu de méthylène, ces deux tubes, ne se colorant pas, se détachent en blanc.

Les quatre tubes de Malpighi s'insérant sur la même ampoule ont, sans nul doute, même origine; mais les deux tubes internes ne sont plus des organes d'excrétion plus ou moins chargés d'urates, mais des organes contenant une réserve de calcaire.

Ainsi que l'a démontré Viallanes, le tégument de la larve du *Stratiomys*, est plus ou moins chargé de calcaire, et il paraît admissible qu'il y ait une relation entre celui-ci et le calcaire déposé dans les tubes de Malpighi.

Les observations de Batelli, Pantel et les miennes montrent que, chez quelques larves de Diptères, certains tubes de Malpighi peuvent partiellement *(Eristalis, Thrixion)* ou totalement *(Stratiomys)* servir d'organes de réserve de calcaire. Mais cette nouvelle fonction de quelques tubes de Malpighi ne se trouve pas limitée à ce groupe d'Insectes.

Valéry Mayet (96), après les observations de Fabre, rechercha chez les larves de *Cerambyx velutinus*, le lieu de formation du calcaire servant à construire l'opercule obturant leur loge et il trouva que, des six tubes de Malpighi de ces larves, quatre étaient remplis de calcaire.

De Sinéty (00) signale chez les femelles des *Phasmides* des tubes de Malpighi contenant du calcaire.

ÉTUDE DES TUBES DE MALPIGHI DURANT LA NYMPHOSE

Historique. — On a peu de données sur ce sujet.

Van Rees pense qu'il y a rénovation sur place des cellules et aussi renouvellement, par migration de cellules régénératrices venant du tube digestif.

Karawaiev (98), chez *Lasius*, admet une histolyse sans intervention phagocytaire ; les quatre tubes de la larve se détruisent lentement avec chromatolyse des noyaux, et les nombreux tubes de l'adulte se développent en arrière des premiers.

Le même auteur, chez *Anobium paniceum* (99), constate que la lumière du tube se ferme ; certaines cellules, en forme de croissant, se développent seules, en englobant les autres cellules des tubes qui, elles, entrent en dégénérescence. La portion postérieure des tubes de Malpighi, enfermée dans la paroi de l'intestin postérieur, ne subit pas de régénération.

Degeener (00), chez l'*Hydrophilus*, constate un renouvellement de ces tubes.

Anglas (00) signale la disparition des tubes larvaires et l'apparition de nouveaux tubes. La disparition a lieu sans intervention de phagocytes.

Observations. — Chez le *Chironomus*, les tubes de Malpighi ont des cellules à gros noyaux bien distincts ; à leur arrivée vers le tube digestif, la différence est bien tranchée entre les éléments appartenant aux tubes de Malpighi et ceux du tube digestif. L'examen de cette région chez des pupes d'âge différent, m'a toujours montré que durant toute la nymphose, les tubes de Malpighi ne subissent aucun changement.

Chez la *Simulia*, les petites cellules du tube digestif pénètrent à la base des tubes de Malpighi ; mais les tubes eux-mêmes se maintiennent tels quels durant toute la nymphose.

Chez la *Psychoda*, les tubes de Malpighi apparaissent en brun sous les téguments de la pupe. Je n'ai constaté aucun

autre changement dans ces tubes pendant toute la durée de la nymphose.

Pour le *Gastrophilus*, je ne puis donner que des observations incomplètes. Durant les premiers jours de la pupation, les cellules des tubes de Malpighi ne semblent subir aucune modification.

Chez l'*Eristalis*, j'ai constaté la disparition des cellules des tubes de Malpighi. Les cellules se chargent d'abord de produits d'excrétion prenant une couleur jaune brunâtre ; puis elles s'isolent, se disséminent dans l'intérieur de la pupe. Leur histolyse a lieu sans intervention de phagocytes.

Résumé. — 1° Dans la larve du *Stratiomys*, les deux tubes de Malpighi internes ont leur paroi formée d'un mince épithélium et contiennent des granulations de calcaire ;

2° Dans certains cas durant la métamorphose *(Eristalis)*, les tubes de Malpighi peuvent subir une histolyse sans que l'on constate aucune intervention de phagocytes ;

3° Dans les genres *Simulia*, *Chironomus* et *Psychoda*, ces tubes passent de la larve à l'imago sans aucune transformation.

APPAREIL RESPIRATOIRE

CELLULES TRACHÉENNES DE LA LARVE DU GASTROPHILUS

L'appareil trachéen des larves de Diptères durant ces dernières années a fait l'objet de quelques monographies ; je citerai celle de Wahl (99) sur la larve d'*Eristalis tenax* et celle d'Enderlein (99) sur les larves de *Gastridés*.

Dans ces dernières larves dont le type est le *Gastrophilus equi*, l'appareil respiratoire présente un certain nombre de particularités.

Les stigmates postérieurs sont munis de deux plaques stigmatiques protégées, en arrière, par un double repli. Ces plaques ferment incomplètement une chambre à air où débouchent 6 paires de troncs trachéens. Ceux-ci sont en relation intime avec une masse de cellules colorées en rouge, les *cellules trachéennes*, dont l'ensemble constitue à la région postérieure du corps le *corps rouge* des larves d'Œstres.

Je ne m'occuperai que de ces cellules trachéennes. Ces cellules avaient été désignées par Schröder (45) comme *vésicules pulmonaires*, par Enderlein comme *Tracheenzellen* et dernièrement Prenant (00), indépendamment d'Enderlein, les désigne comme *cellules trachéennes*. Dans le mémoire de Prenant se trouve une bibliographie et une étude très complète de ces éléments.

Ces cellules trachéennes sont de grandes dimensions, en moyenne 0 mm. 1 de diamètre. Dans leur intérieur se trouve un grand nombre de fines trachées partant du sommet de la cellule ou hile, et sillonnant presque tout le protoplasme, sauf

la région centrale, où celui-ci est plus dense et entoure un noyau présentant de nombreux nucléoles.

Plusieurs points sont à élucider, au sujet de ces cellules, tant au point de vue de la nature du pigment, que de l'origine de ces cellules et des fines ramifications trachéennes.

La coloration rouge de ces cellules a frappé Schröder, mais il n'indique rien au sujet de sa nature. Prenant donne quelques caractères de ce pigment : « Il est soluble dans l'eau, insoluble dans l'alcool et l'éther. Les réactifs et surtout le Golgi (bichromate, acide osmique) donnent avec le suc qui suinte du corps des larves d'Œstre, qui y sont plongées, un précipité floconneux extrêmement abondant, dû peut-être en grande partie au pigment soluble qui imprègne les cellules rouges. Peut-être ce pigment est-il de l'hémoglobine ou une substance voisine ? Il serait en tout cas très difficile de le déterminer avec certitude, et il faudrait pour y arriver disposer d'une quantité de matière très considérable. »

L'examen des cellules trachéennes au microspectroscope m'avait déjà fourni l'indication que la coloration était due à l'hémoglobine. Suivant le conseil de Prenant, j'ai opéré avec une quantité de substance plus considérable. J'ai extrait le corps rouge de plusieurs larves et, après un lavage rapide à la liqueur physiologique, j'ai trituré ces organes dans un mortier avec de l'eau additionnée de quelques gouttes d'éther. Après filtration, j'ai obtenu une liqueur rougeâtre que j'ai examinée au spectroscope dans une cuve à faces parallèles. J'ai constaté la présence des deux bandes d'absorption de l'oxyhémoglobine, la première bande α située près de la raie D et la bande β située près de la raie E.

Par réduction de la liqueur à l'aide du sulfhydrate d'ammonium, j'ai obtenu entre D et E une seule bande obscure caractérisant l'hémoglobine réduite.

Le pigment rouge est de l'hémoglobine. Deux hypothèses peuvent être émises au sujet de l'origine de cette substance : ou bien elle est formée par la larve elle-même, comme cela se voit

dans la larve du *Chironomus*, ou bien elle est formée par l'hôte dans l'intérieur duquel ces larves se développent. L'étude du premier stade larvaire pourrait seul permettre de résoudre cette question. Joly, qui a pu observer ces larvules dit que « dès qu'elle aura pénétré dans l'estomac, non seulement sa forme, mais encore sa couleur elle-même subirait des changements très remarquables. En effet, de blanche qu'elle était, nous la verrons devenir d'un rouge groseille assez foncé ; plus tard, cette teinte s'affaiblira et passera au jaune rougeâtre ou au rouge de chair. » Cette apparition de pigment seulement chez les larves fixées à l'estomac semble faire admettre comme seule vraisemblable l'hypothèse que l'hémoglobine est fournie par l'hôte.

Une deuxième question à se poser est la recherche de l'origine de ces cellules trachéennes.

Là, encore, l'étude de la larve du premier stade et du développement embryonnaire est fondamentale. Schröder et Scheiber admettent que ce sont des cellules du corps gras modifiées, car elles ont une structure identique à celles des cellules adipeuses.

Enderlein (99) trouve des gouttelettes de graisse périphériques dans les cellules trachéennes placées au voisinage des cellules adipeuses et à mesure que la grandeur de ces gouttes augmente, le nombre des capillaires diminue. Cet auteur ne croit pas que ce soient des cellules adipeuses modifiées, mais il pense plutôt que ce sont des modifications des cellules terminales trachéennes.

Prenant (00), ainsi qu'Enderlein, constate le passage entre les cellules adipeuses et les cellules trachéennes, mais les cellules de l'organe rouge *(éléments œnocytiques)*, représentent une première étape dans la différenciation respiratoire. Ces cellules abondamment aérées, peuvent, grâce à leur oxygénisation exceptionnelle, fixer de fortes doses d'oxygène ; dans une deuxième phase de leur évolution, elles passent à l'état de cellules adipeuses.

Dans des larves fixées et très jeunes, j'ai observé une transition insensible des cellules trachéennes aux cellules adipeuses, point sur lequel tous les auteurs précédents sont d'accord.

Dans les cellules trachéennes placées à la limite, vers le corps adipeux, je trouve, comme Enderlein et Prenant l'ont déjà indiqué, des gouttelettes de graisse. J'ai suivi la disparition de cette graisse dans ces cellules trachéennes.

Dans les cellules adipeuses, comme dans les cellules trachéennes contiguës, la graisse apparaît sous forme de gouttelettes se colorant fortement en noir par l'acide osmique ; dans les cellules trachéennes plus éloignées, les gouttelettes, par l'acide osmique, prennent une teinte d'autant plus claire que les cellules sont plus postérieures, et finalement la graisse disparaît. Il y a là passage insensible au point de vue de la répartition de la graisse. Je retrouve le même fait pour les capillaires trachéens. Les cellules les plus rapprochées des cellules adipeuses sont quelquefois simplement accolées à un tronc trachéen ; chez d'autres, ce tronc trachéen émet un petit nombre de ramifications et la complication au point de vue de la répartition de ces capillaires va insensiblement en se compliquant du corps adipeux à la région moyenne du corps rouge. Ces faits, à mon avis, n'indiquent pas une régression de ces trachées, mais plutôt une pénétration de plus en plus avancée et je pense que le passage insensible des cellules adipeuses aux cellules trachéennes montre, non pas une transformation des cellules trachéennes en cellules adipeuses, mais bien, comme Schröder et Scheiber le pensaient, une modification des cellules adipeuses pour donner les cellules trachéennes. Aussi, dans la métamorphose, trouve-t-on certaines de ces cellules. après une régression complète des capillaires, avec la configuration des cellules adipeuses.

Un troisième point à élucider dans ces cellules trachéennes est la recherche de la nature de ces capillaires ; sont-ils formés aux dépens de la cellule trachéenne, c'est-à-dire intracellulaires ou bien proviennent-ils de l'invagination d'une trachée ? Ender-

lein dit « que l'explication par la pénétration de cellules dans d'autres cellules est invraisemblable » ; il faut donc bien que les capillaires soient formés par la cellule même, comme dans les cellules trachéales terminales typiques.

Prenant (99) dans une note préliminaire avait admis d'abord que les trachées se fusionnent avec les traînées protoplasmiques de la cellule et sont, par suite, intracellulaires. Dans son mémoire (00), il a abandonné cette manière de voir et ne croit plus à une continuité, mais seulement à des connexions intimes entre les plus fines trachées et les trabécules du cytoplasme différencié.

A la même époque, dans une note préliminaire, j'indiquais aussi la formation de ces capillaires par pénétration des trachées.

Dans des larves très jeunes, que l'on prend dans l'estomac du cheval, au mois de septembre, on voit ces cellules trachéennes avec des ramifications bien moins nombreuses. Dans certaines cellules (fig. 55, pl. IV), une trachée se place vers le hile et commence seulement à donner quelques ramifications. On peut très bien suivre ces détails sur des préparations fixées au Flemming et colorées au bleu Unna, car l'intima de la trachée apparaît nettement colorée en bleu, le protoplasme étant verdâtre. L'examen d'autres cellules à divers stades montrent que les trachées forment quelques ramifications, celles-ci se subdivisent et le réseau devient de plus en plus serré, mais jamais l'on ne voit de rapport entre ces trachées et le protoplasme de la cellule. Les capillaires sont toujours bien individualisés, soit dans les mailles du réseau protoplasmique, soit accolés à leur paroi.

Dans des cellules très développées, il ne reste plus qu'une faible portion centrale où se trouve du protoplasme dense entourant le noyau ; tout le reste de la cellule est occupé par le réseau de capillaires.

En résumé, je considère les cellules trachéennes comme des cellules adipeuses modifiées, qui renferment de l'hémoglobine, et à l'intérieur desquelles se sont ramifiées les trachées.

ÉTUDE DE L'APPAREIL RESPIRATOIRE DURANT LA NYMPHOSE

HISTOLYSE DES TRONCS TRACHÉENS

Historique.— Pour Weismann (64), les trachées de la larve, en général, disparaissent durant la nymphose. La membrane péritonéale s'enfle, ses gros noyaux subsistent encore à certaines places, plongés au sein de la substance fondamentale en voie de dégénérescence graisseuse. Au commencement, le tube chitineux de la trachée contenait encore de l'air ; plus tard, il se déchire et disparaît. Les stigmates antérieurs restent adhérents à l'enveloppe pupale.

Kunckel, chez des larves de *Syrphides (Volucella, Eristalis),* de *Muscides (Musca, Lucilia Sarcophaga)* au moment de la métamorphose, trouve que la membrane péritonéale (péritrachéale) devient le siège d'une activité des plus grandes ; elle se couvre de cellules se groupant sur certains points pour constituer des « agglomérations pyriformes » qui ont quelques analogies avec les histoblastes.

Ganin (75) donne peu de renseignements sur les transformations histologiques que subissent les trachées de la larve. Le protoplasme, aussi bien que les noyaux de la membrane péritonéale, subissent une dégénérescence graisseuse.

Viallanes (82), par contre, admet que les éléments cellulaires des trachées ne dépérissent pas et ne meurent pas au moment de la transformation ; ils prennent un surcroît d'activité et prolifèrent. Les cellules, après avoir augmenté de volume, et leur noyau ayant été rejeté à la périphérie, en des points du proto-

plasme éloignés du noyau, apparaissent des cellules filles qui augmentent en nombre et l'envahissent tout entier ; les cellules embryonnaires qui les constituent ainsi se séparent les unes des autres, se dispersent et rentrent en circulation dans la cavité générale.

Van Rees (89) avait cru pendant longtemps que le seul mode de transformation des trachées se faisait par division des vieilles cellules ; cependant, il a reconnu des cellules imaginales comme dans l'hypoderme, mais jamais de *Körnchenkugeln*. Cependant, dans quelques cas, rares d'ailleurs, des *Körnchenkugeln* sont très près et, même dans quelques cas, cet auteur a trouvé des leucocytes enfoncés dans l'épithélium.

Une partie des trachées se régénèrent par division des noyaux des cellules de la matrice. Cette régénération part des sept troncs stigmatiques. On trouve des places de régénération sur les troncs longitudinaux thoraciques.

Lowne trouve que quelques trachées en relation avec les disques imaginaux sont formées de petites cellules embryonnaires.

La plus grande partie des trachées larvaires subissent de grands changements histologiques ; l'enveloppe cellulaire externe est entièrement enlevée par l'action des phagocytes.

L'émission des exsuvies trachéennes paraît dépendre de la contraction du paraderme abdominal et se fait en même temps que l'expulsion de l'intima cuticulaire de la larve. Les spiracles antérieures et postérieures restent adhérentes à la case pupale.

Wahl (99), chez de vieilles larves d'*Eristalis tenax*, distingue dans les matrices trachéennes des différences histolytiques : les noyaux de l'épithélium des trachées dégénérées sont gros et arrondis; ceux des cellules des troncs trachéens qui persistent dans l'imago sont petits, fusiformes et comprimés. A certaines places, la matrice présente plusieurs couches et constitue les « épaississements pyriformes » de Kunckel; l'auteur les considère comme des disques imaginaux des trachées ; ces points

sont principalement des centres de régénération, toutes les trachées persistantes subissent seulement une espèce de rajeunissement ou de rénovation. Dans les troncs longitudinaux, de petites cellules se trouvent en avant à l'ouverture des rameaux cérébropharyngiens, leur portion plus antérieure sera la proie des phagocytes ; quant aux cornes antérieures, elles se maintiennent durant l'état pupal et forment, avec la portion antérieure de la matrice des troncs trachéens, un tube sans éléments cellullaires, adhérant à la case pupale.

Anglas (oo), chez la Guêpe, l'Abeille et des Hyménoptères voisins, constate qu'au stade pronymphe, la seule modification à noter est l'élargissement des troncs trachéens principaux avec un amincissement des parois, sans aucune trace de régression.

Observations. — Chez le *Chironomus*, le *Culex* et la *Simulia*, il est difficile d'étudier la disparition des trachées à cause de la petitesse des éléments. Cependant, l'observation des houppes trachéennes des pupes de ces trois Diptères montre que dans l'intérieur du thorax, les nombreuses trachées qui aboutissent à ces houppes se réduisent au cours de la métamorphose à leur intima, et cela sans qu'il y ait intervention de leucocytes.

Chez le *Chironomus* on trouve bien, dans leur voisinage, quelques cellules adipeuses, mais on ne peut leur attribuer un rôle important dans l'histolyse.

Chez un exemplaire de *Psychoda*, où la région postérieure n'avait presque pas subi de modifications et était restée transparente, j'ai vu disparaître les troncs trachéens allant au siphon et aux branches anales, sans que j'aie constaté de leucocytes, il semblait y avoir une véritable fonte de ces organes.

La difficulté d'observer les éléments trachéens de ces Diptères inférieurs ne permet pas d'entrer dans le détail de leur disparition ; le *Gastrophilus equi* fournit des matériaux très favorables pour cette étude.

Chez cet Œstridé, comme chez les *Musca* et *Calliphora* un

certain nombre de trachées disparaissent et aussi des portions des troncs longitudinaux subissent des modifications consistant en un renouvellement de leur ancienne matrice.

Dans cette disparition, j'ai pu souvent assister à une intervention des phagocytes ; au début de la nymphose, un grand nombre de leucocytes viennent se localiser sur ces trachées formant en certains points de véritables grappes.

La figure 62 (pl. IV) représente, dans une pupe de quinze jours, une ancienne trachée en voie de disparition. Les cellules de la matrice se colorent en bleu violacé par l'hémalun, l'intima s'est rétractée et est détachée de la matrice ; sur sa surface interne, de distance en distance, l'on distingue des houppes d'aiguilles jaunâtres, probablement dues à des urates. Ces productions se retrouvent en grande quantité dans toutes les trachées.

Tout autour de la matrice et du côté externe, les cellules sont démantelées par des phagocytes, dont le protoplasme est chargé de débris colorables par l'éosine. Le protoplasme se creuse aussi fréquemment de vacuoles ; quant aux noyaux des cellules de la matrice, ils subissent une chromatolyse ; ils se séparent du protoplasme et sont ou attaqués par des phagocytes ou détruits par simple dégénérescence.

La phagocytose n'existe pas toujours dans l'histolyse des trachées. Dans quelques cas, le protoplasme des cellules de la matrice se charge de granulations, il contient des amas jaunâtres et en même temps se fragmente ; il subit une simple dégénérescence sans intervention d'aucun phagocyte.

Comme pour l'hypoderme, nous voyons que, pour les troncs trachéens, l'histolyse réside dans une dégénérescence des cellules de la matrice et, dans la plupart des cas, après le début de cette dégénérescence, des phagocytes interviennent.

La région postérieure de l'appareil respiratoire est complètement remaniée, la plupart des trachées disparaissent.

Les plaques stigmatiques postérieures restent fixées à la région postérieure et à l'intérieur de l'enveloppe pupale, elles sont

encore réunies aux lèvres postérieures ; elles supportent, en avant, des tubes chitineux représentant l'ancienne intima des troncs trachéens larvaires.

Les stigmates antérieurs restent aussi fixés à l'enveloppe pupale, se prolongeant en arrière et du côté interne par un tube chitineux passant sur les côtés de la tête et allant s'insérer sur la région antérieure du prothorax.

HISTOLYSE DES CELLULES TRACHÉENNES

Observations. — Ce sujet n'avait fait l'objet d'aucune étude antérieure.

Dans une note préliminaire, j'ai indiqué que, dans certaines cellules trachéennes, la pénétration des phagocytes était très nette.

J'ai recherché dans quelles conditions se faisait cette pénétration et si la phagocytose était toujours nécessaire à l'histolyse de ces éléments.

Au début de la nymphose ces cellules conservent encore leur hémoglobine, mais celle-ci tend à disparaître, leur coloration étant moins accentuée que durant la période larvaire.

Dans l'intérieur des cellules trachéennes des granulations apparaissent ; les capillaires trachéens deviennent flasques et souvent ils sont entourés de fines granulations indiquant un début de dégénérescence. Dans une pupe de quatre à cinq jours, beaucoup de ces éléments présentent encore l'intima de ces capillaires, mais déjà un peu morcelés et fortement aplatis en certains points.

Dans une pupe de dix jours, certaines cellules trachéennes, comme celles que je figure (fig. 56, 58, pl. IV), ont encore les capillaires *(tr)* visibles dans leur partie centrale ; mais dans la périphérie, le protoplasme devient homogène et se colore assez fortement par l'hémalun. Cette différenciation périphérique et l'apparence des trachées indiquent bien des phéno-

mènes de dégénérescence dans ces cellules. Leurs noyaux n'ont plus leur forme normale et les nucléoles s'allongent produisant des masses irrégulières.

C'est dans ces éléments modifiés que les phagocytes chargés de débris histolytiques pénètrent. Ils abordent ordinairement ces cellules par le hile, se servant ainsi du point de pénétration des trachées ; cependant, quoique ce soit là le cas général, j'ai aussi fréquemment vu des phagocytes sur les côtés de la cellule trachéenne. Les *Körnchenkugeln (ph)* se creusent de véritables canaux à l'intérieur de ces cellules et, dans les coupes transversales on en trouve souvent deux ou trois, qui sont arrivés ainsi jusqu'au noyau et même quelquefois qui empiétent sur ce noyau.

Les phagocytes restent en contact intime avec le protoplasme des cellules trachéennes, je ne les ai pas vus englober des fragments de ces éléments, ils semblent incorporer sur place les portions dégénérées.

Chez d'autres cellules trachéennes, la dégénérescence est beaucoup plus avancée au moment de l'attaque des phagocytes. La cellule s'est rétractée ; son contour est irrégulier ; son protoplasme se colore presque uniformément en violet par l'hémalun ; les capillaires trachéens ont presque totalement disparu ; l'on n'aperçoit plus que la section transversale de quelques-uns d'entre eux *(c tr)* (fig. 57, pl. IV). Les phagocytes *(ph)* entourent cette cellule et ne pénètrent que faiblement dans sa masse et même souvent restent simplement juxtaposés à elle.

Enfin, des cellules trachéennes dégénèrent complètement sans aucune intervention phagocytaire. Beaucoup prennent les allures de cellules adipeuses dégénérées, desquelles il devient alors difficile de les distinguer : leur protoplasme se charge de granulations et prend l'aspect réticulaire ; d'autres, après avoir présenté une masse protoplasmique ou réticulaire, ou dense, s'estompent sur les bords et disparaissent ainsi progressivement.

Ces différents modes de disparition des cellules trachéennes ne peuvent se comprendre que si l'on admet que ces cellules subissent d'abord une dégénérescence qui, à elle seule, peut amener leur histolyse complète et que, dans quelques cas, les phagocytes peuvent pénétrer dans leur substance dégénérée et aider à la disparition et à la transformation de leurs débris. La phagocytose n'est donc pas nécessaire à leur histolyse.

HISTOGENÈSE

Historique. — Weismann (64) trouve que quelques troncs trachéens larvaires subsistent chez l'adulte après formation d'une nouvelle intima ; les deux gros troncs longitudinaux se maintiennent, mais présentent des différences quant à leur longueur et à leur relation. La plus grande partie des trachées disparaît et seront de nouveau formées par l'accumulation à certaines places de cellules de la matrice.

Ganin (75), au sujet des troncs stigmatiques, les considère comme des invaginations ectodermiques.

Van Rees (89) indique sept rudiments de troncs stigmatiques se renflant au contact de l'hypoderme. Les troncs trachéens principaux de l'imago proviennent de ceux de la larve en grande partie par régénération sur place à l'aide de divisions des noyaux larvaires ou par le moyen de centres de régénération.

Lowne (92) se rallie à l'opinion de Weismann ; dans des sections de pupe il trouve de larges troncs longitudinaux avec des stades variés de dégénérescence et de reformation.

Wahl (99) considère les organes pyriformes de Kunckel comme les disques imaginaux des troncs trachéens, c'est-à-dire comme des centres de régénération. Parmi les trachées persistantes à petits éléments cellulaires se trouvent les huit rudiments des troncs stigmatiques. Ces troncs stigmatiques se terminent à l'hypoderme par des disques aplatis formés de cellules embryonnaires et en relation directe avec l'hypo-

derme, leur intima est un cordon solide en relation avec la cuticule.

Anglas (oo) constate, au moment de la nymphose proprement dite, que les terminaisons trachéennes se mettent à proliférer très activement ; les branches de l'arbre respiratoire se ramifient. Dans une nymphe de Frelon, il observe une cellule trachéale avec plusieurs expansions protoplasmiques à l'intérieur desquelles sont élaborés les petits cylindres chitineux ; quelquefois plusieurs cellules terminales se fusionnent en une sorte de plasmode embryonnaire et élaborent dons leur masse un ou plusieurs tubes chitineux ; il est probable qu'il y a formation de réseau.

Observations. — Je ne me suis occupé que de l'histogenèse des trachées chez le *Gastrophilus*, les Diptères inférieurs présentant de trop grandes difficultés pour cette étude.

La formation des troncs trachéens imaginaux est due en grande partie à la prolifération de véritables disques imaginaux échelonnés sur les troncs longitudinaux larvaires.

Ainsi, les stigmates antérieurs, chez une larve âgée ou chez une pupe jeune, sont encore enfermés dans le segment thoracique, ne faisant que faiblement saillie. Ils sont entourés, à ce moment, d'une matrice de cellules formée de tout petits éléments embryonnaires présentant, sur le côté ventral, un épaississement de cellules embryonnaires toutes semblables et qui est un véritable disque imaginal.

Le stigmate antérieur est peu adhérent à cette matrice et, au début de la pupation, il ne tarde pas à faire saillie au-dessus de la case pupale et, en même temps, l'amas de cellules embryonnaires sous-stigmatique prolifère et donne naissance à la matrice des nouveaux troncs trachéens.

D'autres centres de prolifération se trouvent sur les troncs longitudinaux, à la naissance des troncs stigmatiques.

De distance en distance, sur les troncs principaux de l'appareil trachéen, partent des trachées rectilignes, allant directe-

ment à l'hypoderme et bien différentes des autres trachées, car celles-ci présentent toutes un contour plus ou moins flexueux. Ce sont les troncs stigmatiques qui existent déjà chez la larve.

Ils aboutissent à l'hypoderme au centre du disque imaginal latéral des segments abdominaux. Leur matrice, dans leur région moyenne, est formée d'éléments à gros noyaux ; à leur base, comme à leur sommet, cette matrice est constituée de petites cellules embryonnaires provenant, d'une part, des disques imaginaux hypodermiques.

Le rajeunissement de ces troncs stigmatiques se fait par prolifération des éléments embryonnaires situés à ses deux extrémités ; quelquefois de petites cellules se détachent du côté interne et deviennent libres. L'ancien épithélium généralement perd son lumen central et est rejeté à l'intérieur ou à l'extérieur des nouveaux troncs trachéens par suite de la prolifération des éléments embryonnaires et cela quelquefois en dehors de toute action phagocytaire. Jamais je n'ai constaté une dérivation des cellules embryonnaires des anciennes cellules larvaires. Ces grosses cellules larvaires entrent en dégénérescence quelquefois sans que les leucocytes interviennent, mais le plus souvent elles sont tôt au tard attaquées par les phagocytes.

La formation du tronc stigmatique rappelle donc beaucoup la formation de la portion antérieure du tube digestif, la figure que j'en aurais faite ressemblerait beaucoup à la figure 48, planche III se rapportant à la régénération de l'œsophage.

Le bourrelet stigmatique est peu saillant et se détache peu du tronc stigmatique, ce qui n'est pas le cas chez la *Calliphora* où il forme un renflement bien distinct du reste du tronc stigmatique.

Ainsi que Wahl l'avait remarqué chez l'*Eristalis*, il y a continuité entre la cuticule et l'intima du stigmate, mais ici cette intima est perforée et est rejetée à l'extérieur lors de l'éclosion.

Si l'étude de la formation et du rajeunissement des gros troncs trachéens a été un peu délaissée, à cause de la difficulté inhérente au sujet, celle de la formation des fins capillaires n'a guère été étudiée que par Anglas chez les Hyménoptères où ils se forment par prolifération des trachées larvaires. Nous avons pu étudier la formation des capillaires des muscles thoraciques du *Gastrophilus*. La figure 61, pl. IV, en indique les principaux stades.

A côté des myocytes (*m*), déjà bien disposés en file, se placent d'autres cellules qui, elles aussi, forment des cordons.

Ces cellules ressemblent au premier abord aux myocytes, mais elles s'en distinguent par leur protoplasme réticulaire se colorant en bleu violacé par le violet de gentiane et leur noyau bien apparent et plus vivement colorable que celui des myocytes. Ces cellules sont d'abord isolées, leur protoplasme à ce moment se creuse généralement, de petites vacuoles se réunissant ensuite en une cavité centrale. C'est dans cette cavité que se sécrète une substance plus ou moins fluide, colorable en brun par l'orange, qui donnera plus tard l'intima chitineuse de la trachée par une sorte de condensation de la substance.

Ces cellules se juxtaposent, constituant des files dans lesquelles les éléments s'allongent tout en restant assez distincts les uns des autres ; dans ces éléments la vacuole centrale est elle-même étirée en un tube irrégulier.

Le capillaire trachéen n'est pas encore formé, car sa lumière est discontinue, séparée encore par les parois cellulaires : ce n'est que plus tard que ces cloisons se résorbent, et que la cavité devient, de ce fait, continue ; le capillaire a une paroi d'épaisseur inégale, surtout vers les noyaux et sa cavité est placée surtout sur le côté des éléments.

Pour des trachées de plus grande dimension, le tube trachéen se forme entre plusieurs cellules et l'on trouve ainsi plusieurs noyaux autour d'une même section transversale de ces trachées.

En A (fig. 61), on trouve une de ces cellules formatrices des

trachées dont le protoplasme a servi à former deux capillaires.

En B, de la même figure, une même cellule s'est légèrement étranglée en son milieu, et dans chacune des portions renflées s'est établie une cavité centrale. Très souvent ces capillaires trachéens s'enfoncent dans les cellules adipeuses larvaires.

J'ai trouvé, dans la région céphalique, que les capillaires s'établissaient à l'aide de ces mêmes éléments cellulaires.

Quelle est l'origine de ces cellules ?

Ces éléments ressemblent beaucoup, au début, aux myocytes; comme eux, ils s'allongent presque à la même époque. Ces homologies nous permettent de les faire dériver, comme les myocytes, des cellules mésenchymateuses des disques. Celles-ci se diviseraient plus tard en deux groupes : les éléments contractiles ou myocytes et des éléments sécrétant dans leur intérieur des tubes chitineux et qui produiront les capillaires trachéens.

Résumé. — 1° Les cellules trachéennes de la larve du *Gastrophilus* sont des cellules adipeuses modifiées, à l'intérieur desquelles se sont ramifiées les trachées et qui renferment de l'hémoglobine.

2° L'histolyse des troncs trachéens débute toujours par une dégénérescence des cellules de la matrice.

Chez les pupes du *Gastrophilus*, après le début de cette dégénérescence et dans la plupart des cas, les phagocytes interviennent.

3° L'histolyse des cellules trachéennes du *Gastrophilus* débute, de même, par une dégénérescence de ces cellules qui peut, à elle seule, amener leur complète disparition. Dans quelques cas, les phagocytes pénètrent dans leur substance en voie de dégénérescence et aident à la disparition et à la transformation de leurs débris.

4° Les capillaires trachéens de l'imago s'établissent dans des cellules ou des files de cellules provenant probablement du mésenchyme des disques.

RELATIONS

ENTRE L'APPAREIL TRACHÉEN ET LE CŒUR

CHEZ QUELQUES LARVES DE DIPTÈRES

Viallanes (85, p. 66) décrit, chez une larve vivant dans la vase et qu'il croit appartenir au genre *Ctenophora*, un vaisseau dorsal en tube ouvert à ses deux extrémités, n'ayant nulle part trace d'orifices ou de valvules. Cet auteur pense que cette absence coïncide avec une disposition particulière de l'appareil respiratoire. Le dernier anneau de cette larve est une cavité pleine de sang dans laquelle flottent un nombre immense de petites trachées.

C'est le seul auteur indiquant, chez certaines larves de Diptères, une relation très étroite entre l'appareil trachéen et l'appareil circulatoire.

L'étude de jeunes larves transparentes des genres *Culex* et *Psychoda* m'a montré ces faits d'une façon un peu différente.

Le cœur, chez ces larves, se termine postérieurement par trois valvules ; celles-ci sont bien distinctes à leur état d'extension ; au moment de la contraction, leurs extrémités postérieures, libres, se rapprochant ferment l'ouverture en même temps que s'opère un raccourcissement et un gonflement de toute la région postérieure du vaisseau dorsal.

C'est en arrière de ces valvules que se trouve la particularité du système trachéen. Ce système se compose aussi bien chez le *Culex* que chez la *Psychoda*, de deux gros troncs trachéens longitudinaux *(l tr)*, et, en arrière de la partie terminale du cœur, ces troncs trachéens donnent naissance, du côté

interne, à un grand nombre de trachéoles dont l'ensemble constitue deux houppes *(h)*. Le sang est obligé de baigner ces houppes avant de pénétrer dans le cœur. Comme le fait remarquer Viallanes, pour *Ctenophora*, le cœur est essentiellement artériel.

La comparaison de l'appareil trachéen de la larve du *Culex* (fig. 60, pl. IV) avec celui de la larve de la *Psychoda* (fig. 59, pl. IV) montre d'autres points de ressemblance.

Ces deux larves vivent d'une façon différente. Les larves de *Psychoda* ont été recueillies dans les débris tapissant les parois d'un évier, quant aux larves de *Culex*, elles sont essentiellement aquatiques. Malgré leurs mœurs différentes, il existe une grande analogie dans leur appareil respiratoire, soit au point de vue externe, soit au point de vue interne.

Extérieurement, dans ces deux larves, cet appareil se termine par un siphon postérieur, parcouru par les deux troncs longitudinaux et au sommet duquel ceux-ci viennent s'ouvrir.

Vers la région anale, tout autour de l'anus, sont des branchies anales *(br)* il en existe deux chez la larve de la *Psychoda*, quatre dans le cas du *Culex*.

Intérieurement l'on retrouve une grande homologie entre ces deux appareils trachéens. Tous deux se composent de deux gros troncs longitudinaux présentant en arrière du cœur deux houppes trachéennes. Au point où se forment ces houppes partent deux branches trachéennes qui se rendent aux branchies. Chez le *Culex*, comme chez la *Psychoda*, il n'existe d'abord que deux branches, mais bientôt, chez le *Culex*, chacune de ces trachées se bifurque et chaque rameau se rend à une branchie. La comparaison de ces branches trachéennes nous permet d'homologuer une branchie de *Psychoda* à deux des branchies du *Culex*.

Il semblerait, au premier abord, que ces larves, d'après leur mode de vie, devraient avoir un appareil respiratoire bien différent. On peut s'expliquer pourtant l'homologie de certaines

particularités. Ainsi la présence du siphon permet à l'une ou à l'autre larve de puiser directement l'air dans l'atmosphère au moment où la larve est complètement plongée soit dans l'eau *(Culex)*, soit dans une matière mucilagineuse *(Psychoda)*.

Résumé. — L'appareil respiratoire des larves de la *Psychoda* a de grandes analogies avec celui des larves du *Culex*.

Dans les deux cas les deux troncs longitudinaux émettent des houppes trachéennes à l'extrémité postérieure du cœur.

CŒUR

SON ÉTUDE DURANT LA NYMPHOSE

Cet organe est assez difficile à étudier.

Historique. — Weismann (64) conclut que, chez les *Muscides*, le vaisseau dorsal dégénère et est reformé dans la pupe.

Künckel suit les battements du cœur durant la nymphose des *Volucelles*. Le cœur bat dans une pupe de huit, neuf jours, puis, après, il s'arrête ou bat faiblement (un ou deux jours) ensuite ses pulsations redeviennent régulières.

Kowalevsky établit que, dans la pupe des *Muscides*, le cœur bat durant le troisième jour comme dans la larve, mais ses dernières pulsations sont irrégulières et il observe que la portion antérieure et moyenne du vaisseau dorsal ne changent pas durant toute la nymphose. Après fixation à l'acide osmique, les cellules musculaires du cœur, au deuxième jour de la nymphose, sont moins marquées que dans la larve.

Lowne (92) ne considère pas cette démonstration comme décisive et, pour lui, le cœur ne subit aucune modification.

Rappelons que Bataillon (93) a constaté, chez le *Bombyx mori*, une inversion de la circulation durant la nymphose et que Terre (98) chez *Lina populi* a retrouvé cette inversion tandis que chez des *Diptères mycétophiles* il a simplement constaté un ralentissement.

Observations. — Chez la *Simulia*, comme chez le *Chiro-*

nomus, je ne constate aucune modification du vaisseau dorsal durant toute la nymphose.

Chez le *Gastrophilus* j'ai pu suivre, durant les premiers jours de la nymphose, les battements du cœur. Quoique l'enveloppe pupale fût très épaisse, l'étalement d'une goutte d'eau à sa surface m'a permis de la rendre suffisamment transparente pour examiner les contractions du vaisseau dorsal.

L'examen comparatif du nombre de pulsations de la larve adulte, de la pupe du premier et du deuxième jour et de pupes plus âgées indique un léger ralentissement dans la circulation, mais je n'ai jamais constaté d'arrêt complet et encore moins d'inversion.

La région postérieure du cœur ne semble subir aucune transformation, mais l'examen de coupes transversales de la région antérieure de ce vaisseau dorsal indique un épaississement de la paroi et à, la place d'un ou de deux noyaux très gros, se trouve une grande quantité de tous petits noyaux (fig. 54, pl. IV).

Il ne m'a pas été possible de trouver l'origine de ces petits noyaux.

Résumé. — Chez le *Gastrophilus equi* Fabr. la région antérieure du vaisseau dorsal subit des modifications durant la nymphose, alors que chez la *Simulia* et le *Chironomus* cet organe ne présente aucune modification pendant cette période.

CELLULES PÉRICARDIQUES ET ANNEAU

LEUR ÉTUDE DURANT LA NYMPHOSE

Historique.—Kowalevsky (86-89) constate, chez les *Muscides*, puis, chez les genres *Culex*, *Chironomus* et *Corethra* que ce sont des cellules servant à purifier le sang et qu'elles conservent dans leur intérieur les matériaux de déchet de ce liquide. Ayant fait absorber diverses matières colorantes, celles-ci après avoir traversé la paroi du tube digestif se sont localisées dans les cellules péricardiques. L'auteur les retrouve chez l'imago sans aucune altération.

Lowne (92) trouve fréquemment des cellules péricardiques, dans la nymphe du troisième jour, disséminées parmi les constituants du pseudovitellus de la partie postérieure de l'abdomen. Ces cellules subissent l'histolyse, comme le corps adipeux, pourtant des cellules péricardiques persistent probablement aux dépens desquels se développent les muscles alaires de l'imago.

Observations. — L'étude du développement postembryonnaire de la *Simulia* et du *Chironomus* ne montre aucun changement dans les cellules péricardiques.

Chez le *Gastrophilus*, ces cellules se colorent assez fortement, avec l'hémalun, ces éléments contiennent fréquemment des composés uriques formant des amas jaunâtres.

Durant la nymphose, quelques-unes de ces cellules peuvent être attaquées par des phagocytes, mais cette attaque est très rare. D'autres cellules péricardiques, éparses dans le corps de

la nymphe, étaient intactes, mais la plus grande partie de ces cellules restent en place et certaines d'entre elles, présentant alors deux noyaux, semblent être en voie de multiplication.

Je rattacherai aux annexes du cœur l'anneau *(Ring)* décrit par Weismann et servant à soutenir le vaisseau dorsal dans sa région antérieure.

D'après Lowne, au moment de la nymphose, cet anneau perd son point d'attache antérieur ainsi que sa structure épithéliale. Un grand nombre de cellules apparaissent autour de lui, formant un réseau dense visible chez le proimago.

Chez le *Gastrophilus*, je trouve cet anneau traversé par deux troncs trachéens longitudinaux. Les cellules subissent, au début de la nymphose, une dégénérescence indiquée par la vacuolisation de leur protoplasme ; puis de nombreux leucocytes et *Körnchenkugeln* les attaquent, et en même temps on voit se développer, dans leur intérieur, un très grand nombre de petites cellules dont je ne puis indiquer l'origine et la fonction ultérieure.

Résumé. — Durant la nymphose, les cellules péricardiques ne sont pas modifiées *(Chironomus, Simulia)* ou ne le sont que très faiblement *(Gastrophilus)*.

L'anneau *(Ring*, de Weismann) disparaît par dégénérescence et phagocytose.

ŒNOCYTES

LEUR ÉTUDE DURANT LA NYMPHOSE

Historique. — Les œnocytes sont des cellules bien spéciales découvertes par Wielowiejski (86) chez le *Chironomus* et le *Culex* et signalées depuis dans tous les autres groupes d'Insectes.

Au point de vue de l'origine, d'après Heymons, Korotnef, ces œnocytes dériveraient de l'ectoderme et, pour Verson et Berlese (00), ils prennent naissance au voisinage des stigmates.

Leur fonction est actuellement assez discutée.

Anglas (00) admet que ce sont des glandes closes dissociées et à sécrétion interne.

Berlese (00) et Koschevnikov (00) pensent que ce sont des cellules glandulaires avec un rôle urinaire, se chargeant soit de produits uriques chez les Fourmis (Berlese), soit de pigments chez les vieilles reines d'Abeille (Koschevnikov).

Karawaiev (98) prend les œnocytes pour des amœbocytes. Dans le corps de *Lasius flavus*, il décrit deux espèces d'amœbocytes : les petits qui sont des éléments mésodermiques et les grands qui ne sont que des œnocytes. Cet auteur attribue à ces derniers éléments une activité phagocytaire, en se basant sur ce que ces cellules sont adhérentes aux cellules adipeuses. Mais c'est là une erreur, les œnocytes ne sont pas des éléments actifs, mais inertes.

Lowne (92) dit que ces éléments subissent, chez la jeune nymphe, une complète histolyse. Pour Anglas (00) les œnocytes ne subissent que peu de modifications, jamais il

ne les a vus phagocyter aucun débris. Peut-être subissent-ils une légère augmentation de volume avec l'âge comme s'ils s'étaient nourris aux dépens du milieu ambiant. Ce fait permet d'affirmer qu'ils sécrètent autour d'eux des ferments et peut-être de leur attribuer une part dans la lyocytose.

Koschevnikov (00), chez l'Abeille, trouve que les œnocytes larvaires disparaissent et aux dépens de l'hypoderme, seulement durant la période nymphale se forment des œnocytes imaginaux.

Pour Berlese (00), ces cellules ne prennent aucune part à la destruction des tissus larvaires.

Verson (00) dit que, dans le *Bombyx mori*, les cellules glandulaires hypostigmatiques (hypostigmatische Drüsenzellen), dont les noyaux subissent des modifications périodiques, correspondent aux œnocytes larvaires (Larvalœnocyten) de Koschevnikov. Quant aux cellules glandulaires épigastriques (epigastrische Drüsenzellen), elles dérivent de l'hypoderme pendant la période postlarvaire et sont identiques aux œnocytes imaginaux (Imaginalœnocyten) de Koschevnikov. Les cellules glandulaires hypostigmatiques se maintiennent jusqu'au stade pupal et peuvent encore se trouver au début du stade imago.

Observations. — J'ai observé ces œnocytes chez les Diptères supérieurs, où ils sont très caractéristiques.

Chez la *Simulia*, le *Culex*, le *Chironomus*, durant toute la période nymphale, je ne vois aucun changement dans ces cellules.

Le nombre des œnocytes de la *Simulia* est plus considérable à la fin de la pupation que chez la larve. Sans avoir constaté de stades de division, je pense que ces cellules se sont multipliées.

Jamais chez les Diptères supérieurs je n'ai constaté la formation d'œnocytes imaginaux différents des œnocytes larvaires.

Résumé. — Chez les Diptères, les œnocytes ne subissent aucune histolyse durant la nymphose.

ORGANES GÉNITAUX

LEUR ÉTUDE DURANT LA NYMPHOSE

Tous les auteurs ont constaté que ces organes existaient déjà à l'état rudimentaire chez la larve, et ne faisaient que se développer durant la nymphose, mais leur développement postembryonnaire a été peu étudié.

Lowne (95) pour les *Muscidés*, Lécaillon (99) chez les *Culicides* et Miall et Hammond (00) pour le *Chironomus*, en indiquent les principales modifications pendant la nymphose : développement des glandes génitales proprement dites et des organes secondaires.

Pour ces Diptères, au début de sa vie, l'imago n'a pas atteint sa maturité sexuelle et les ovules ne sont pas complètement développés.

La femelle du *Gastrophilus*, que j'ai étudiée spécialement, présente la particularité de s'échapper de son enveloppe nymphale avec des organes génitaux complètement développés et Réaumur les a vu s'accoupler immédiatement après leur éclosion.

Les organes annexes se développent aux dépens de disques imaginaux et de portions de la glande génitale.

Les disques imaginaux, ainsi que l'avait déjà signalé Künckel dans les *Volucelles*, sont au nombre de deux paires ; Miall et Hammond les indiquent dans le *Chironomus* et je les ai retrouvés dans les genres *Tanypus* et *Gastrophilus*. Ces disques sont formés d'un ensemble de cellules toutes semblables. Chez le *Gastrophilus*, au début de la nymphose, la partie interne de

ces disques, donne naissance à des cellules fusiformes qui se transformeront, ainsi que je l'ai déjà indiqué pour les autres disques imaginaux, en des muscles très puissants de l'appareil génital externe. Sans entrer dans le détail de la formation de ces différentes parties des glandes annexes, ainsi que l'a fait Lowne pour *Calliphora*, je m'occuperai spécialement du développement des ovules.

Réaumur avait déjà constaté qu'une jeune femelle d'Œstre, au moment de son éclosion, avait l'abdomen rempli d'ovules.

Joly (46) trouva les œufs de couleur blanchâtre et de forme à peu près conique adhérant aux poils par la plus grande partie de leur longueur. Leur gros bout est dirigé vers le bas. Cette grosse extrémité qui est coupée obliquement est munie d'un opercule ovale, convexe extérieurement et garni d'un rebord. Enfin, la surface de l'œuf est non pas chagrinée, comme le dit B. Clark, mais bien couverte de petites stries transversales très fines et très rapprochées.

Brauer (63), dans sa *Monographie*, dit que les œufs de forme conique, plus ou moins comprimés, ont à leur pôle postérieur un prolongement en forme de bouton au moyen duquel ils se fixent au poil ou à la peau de leur hôte. Sur le pôle antérieur se trouve un couvercle. Les œufs sont le plus souvent striés transversalemement et sont tantôt blancs, tantôt noirs. La larve s'échappe en soulevant l'opercule.

Riley décrit l'œuf de l'*Hypoderma lineata*. Les œufs sont fixés au nombre de quatre ou six à un même poil et leur portion inférieure est admirablement adaptée pour saisir ce poil. La base de l'œuf consiste en deux lobes formant par leur ensemble un bulbe élargi qui est rattaché à l'œuf par un pédicelle.

Pour Raillet, les œufs adhèrent aux poils par la moitié de leur longueur du côté du sommet au moyen d'un enduit visqueux qui ne tarde pas à se dessécher.

L'étude externe de l'œuf des Œstridés a été bien faite, mais des coupes pratiquées dans de jeunes femelles permettent d'en compléter la description.

La figure 63 (pl. IV) est celle d'un œuf coupé longitudinalement et, bien qu'il appartienne à une jeune femelle venant d'éclore, il est complètement formé.

Il est enfermé dans une mince membrane cellulaire. La région micropylaire est constituée d'une façon toute spéciale. Elle présente, dans sa région antérieure, deux parties recourbées en crochets (*c*,*c*) striées longitudinalement, se chevauchant légèrement et qui probablement par leur disposition permettent à l'œuf de mieux être fixé au poil.

La base de ces crochets se bifurque. Les branches internes se réunissent en un V dont la pointe est dirigée vers l'ovule ; quant à la branche externe, elle est en continuation avec le chorion de l'ovule.

Ces deux branches du V interne sont solidement réunies l'une à l'autre du côté interne par une surface solide striée et fortement chitinisée au centre de laquelle se montre une partie aréolaire non différenciée. C'est sur le bord externe de cette plage que sont fixées les papilles micropylaires. Toutes les papilles micropylaires ne sont pas adhérentes à la base des crochets et la figure 64 (pl. IV) en représente quelques-unes de libres, offrant une région antérieure en entonnoir supportée par un pédoncule. Toute cette région antérieure (crochets et papilles micropylaires) est légèrement en saillie sur le reste de l'œuf.

L'œuf proprement dit est entouré d'un chorion épais présentant à sa surface des rides transversales ; à l'intérieur de celui-ci se trouve la membrane vitelline qui apparaît, dans le dessin, bien séparée des autres portions de l'œuf et plus ou moins ridée. Vers la région micropylaire, à la base des papilles, le chorion semble être traversé par des canalicules et est réuni à la membrane vitelline par de fines trabécules.

La région centrale, ou œuf proprement dit, est formée par un protoplasma dont la portion périphérique est peu chargée de granulations, tandis que toute la partie centrale est bourrée d'un grand nombre de sphérules se colorant très vivement par

l'hémalun ; il est impossible par cette méthode de coloration, à cause de cette grande quantité de vitellus, de reconnaître le noyau.

L'œuf de *Gastrophilus* présente donc un organe de fixation, une enveloppe protectrice épaisse et un vitellus très abondant.

Il était intéressant de rechercher quels étaient les différents stades par lesquels devait passer cet œuf pour arriver à cet état définitif. Je n'ai pu me procurer que trois de ceux-ci.

Au début de la période larvaire, la glande génitale femelle a un faible développement et est composée de cellules toutes identiques.

Durant la nymphose, ces cellules vont proliférer et donner naissance dans tout l'abdomen à des cordons cellulaires séparés les uns des autres et qui sont représentés en partie dans la figure 22 (pl. II).

Chacun de ces cordons contient un grand nombre de cellules incomplétement séparées les unes des autres et se développant aux dépens du tissu adipeux.

C'est dans ces cordons que s'individualisent les œufs, mais je n'ai pas pu examiner ce premier état, par suite de l'absence de matériaux à un stade favorable.

Au début, les œufs sont formés de deux régions : une région correspondant à la région micropylaire de l'œuf et qui est constituée d'un amas de petites cellules, disposées les unes à côté des autres et, une région beaucoup plus développée que la précédente contenant un seul noyau et qui formera l'œuf proprement dit.

C'est l'ensemble des petites cellules placées au pôle micropylaire de l'œuf qui donne naissance aux crochets et aux papilles ; l'absence de matériaux ne m'a pas permis de fixer le détail de ces transformations.

Le *Gastrophilus equi* représente donc à l'heure actuelle le Diptère à métamorphoses les plus complètes, puisque l'imago s'échappe de son enveloppe nymphale avec des œufs complétement développés.

Résumé. — Le *Gastrophilus equi* Fabr. présente au moment de son éclosion des ovules complètement formés.

Ceux-ci ont en avant de la région micropylaire une surface avec deux petits crochets.

L'ensemble de cette région se forme, durant la nymphose, aux dépens d'un massif de cellules bien spécialisées.

SYSTÈME NERVEUX ET ORGANE DES SENS

Les différents auteurs qui se sont occupés des métamorphoses des Insectes ne signalent que de faibles modifications du système nerveux se résumant à des raccourcissements de la chaîne ventrale et à la disparition de quelques nerfs.

Dans les genres *Culex*, *Simulia*, *Chironomus* et *Gastrophilus*, les ganglions nerveux ne subissent aucune dégénérescence. Chez le *Gastrophilus*, les *Körnchenkugeln* pénètrent bien à l'intérieur des portions périphériques des ganglions mais ils ne tardent pas à disparaître ; leur substance servant à l'accroissement du système nerveux central.

La formation du ganglion optique et des yeux composés, chez le *Gastrophilus*, coïncide dans tous les points avec les travaux de Viallanes sur les *Muscides*.

Les antennes s'édifient durant la nymphose et, à la fin de cette période, les cellules sensorielles se différencient des autres cellules hypodermiques.

Résumé. — Les organes des sens s'édifient durant la nymphose. Quant au système nerveux central, il ne subit que de faibles modifications pendant cette période.

LA PHAGOCYTOSE

DURANT LES MÉTAMORPHOSES

Après avoir exposé, dans les pages qui précèdent, mes observations sur l'histolyse de certains tissus des larves de Diptères, il me paraît utile de rechercher, dans une étude d'ensemble, le rôle que joue la phagocytose dans les phénomènes de métamorphoses, principalement chez les Insectes. Utilisant les recherches de mes devanciers et les résultats nouveaux auxquels je crois être arrivé moi-même, j'essayerai de répondre aux quatre questions suivantes :

1° La phagocytose accompagne-t-elle toujours les phénomènes de métamorphoses?

2° Dans quelles circonstances la phagocytose se présente-t-elle, chez les Insectes et plus spécialement chez les Diptères?

3° Doit-on l'envisager comme la cause efficiente de l'histolyse ou seulement comme un phénomène secondaire?

4° Est-elle limitée à certains tissus pour lesquels son action serait nécessaire?

Weismann (64), examinant les modifications postembryonnaires des *Muscides*, trouve que les tissus larvaires subissent durant la métamorphose une désintégration ou histolyse.

Ganin (75) fut le premier à soupçonner que les éléments sanguins devaient jouer un rôle dans cette histolyse.

Mais c'est dans les travaux de Metchnikof (83, 84), sur la digestion intracellulaire, que l'on trouve pour la première fois cette affirmation nettement exprimée que des cellules libres jouent dans les métamorphoses un rôle prépondérant.

Cet auteur donne le nom de phagocyte à tout élément, fixe ou migrateur, capable de saisir activement et d'incorporer des particules solides situées en dehors de lui. La digestion intracellulaire est le caractère essentiel des phagocytes.

Au moment de la métamorphose d'*Auricularia* et de *Bipinnaria*, les cellules mobiles s'accumulent sous les bandes vibratiles, les disloquent, les dévorent et prennent alors l'aspect de sphérules gorgées de boules réfringentes.

Chez les *Pilidium* captifs, les organes de la jeune Némerte deviennent également la proie de ces éléments.

Metchnikof suggère que, d'après les observations de Ganin, les cellules amœboïdes mésodermiques que l'on trouve durant l'histolyse des *Muscides* ne sont autres que des phagocytes servant à la destruction des tissus larvaires.

Les travaux de Kowalevsky (87) et de Van Rees (89) confirment cette manière de voir ; les *Körnchenkugeln* de Weismann n'étant que des leucocytes contenant en digestion des débris des organes larvaires. Kowalesky, soit par l'étude sur le vivant, soit par l'examen de coupes, a été conduit à affirmer que les muscles encore sains, les glandes salivaires non altérées sont la proie des leucocytes qui, grâce à leurs mouvements amœboïdes, disloquent les éléments larvaires, englobent dans des vacuoles intracellulaires des fragments de ceux-ci et les transforment par digestion intracellulaire, agissant ainsi comme des phagocytes.

Kowalewsky observe que la destruction de la queue des larves urodèles de *Phallusia* se fait aussi à l'aide de phagocytes.

Bugnion, (91) chez l'*Encyrtus fuscicollis* et Gonin (94), chez le *Pieris brassicæ*, ont indiqué des phénomènes de phagocytose.

Ces premières études semblent indiquer le rôle prépondérant de la phagocytose, durant les métamorphoses, pour la destruction des organes larvaires, mais les travaux plus récents sur le même sujet ne montrent pas toujours la présence de phagocytes durant l'histolyse.

Korotneff (92), Frenzel (86), Rengel (96), Karawaiev (98), ne trouvent aucune action phagocytaire, pendant l'histolyse, chez différents Insectes holométaboliens.

Van Rees, Lowne (92), quoiqu'admettant la phagocytose, ne trouvent pas de phagocytes dans l'histolyse des glandes salivaires.

A la suite du travail de Bataillon (91), sur les métamorphoses des Amphibiens urodèles, où cet auteur indique l'intervention de phagocytes, après une dégénérescence due à l'asphyxie ; Metchnikoff décrit, dans les muscles de ces Amphibiens, une autophagocytose durant laquelle le noyau et le sarcoplasme du muscle se multiplient aux dépens du myoplasme et en 1899, ce savant écrit :

« Comme la résorption, l'atrophie des cellules s'accomplit le plus souvent dans l'intérieur des phagocytes. Depuis que ce fait a été constaté dans la métamorphose des Echinodermes, il a été démontré aussi dans celle des Batraciens et des Mouches. Tantôt ce sont des leucocytes qui dévorent les cellules atrophiques, tantôt cet acte est accompli par des phagocytes particuliers, comme le sarcoplasme musculaire dans l'atrophie des fibres striées. »

De Bruyne (98) considère « l'*autophagocytose musculaire* » comme une phase de destruction anatomique, après cessation du fonctionnement physiologique, c'est un mode lent de dissolution histologique à mettre en parallèle avec l'histolyse d'autres tissus, qui débute et s'achève sans l'intervention de cellules migratrices ? Et l'étude systématique des métamorphoses des Insectes lui montre que les phénomènes phagocytaires gagnent en importance avec les progrès phylogénétiques : probablement nuls chez les *Ametaboles*, l'on trouve de l'autophagocytose chez les *Hémimétaboles ;* chez les *Holométaboles*, où les métamorphoses postembryonnaires se font quelquefois très vite, l'on trouve la phagocytose mixte avec tendance à la prédominance de la phagocytose vraie sur l'autophagocytose.

Nötzel (98) admet que la phagocytose est d'ordre secon-

daire, ne se produisant qu'après une phase de dégénérescence.

Malgré les travaux précédents, indiquant dans quelques métamorphoses l'absence de phagocytes, Metchnikoff (99) maintient son opinion :

« On a souvent nié ou réduit le rôle des phagocytes dans la destruction des cellules pendant la métamorphose. Ainsi Noetzel, et tout récemment Karawaiev, ont décrit la transformation de certains Insectes comme s'accomplissant sans le concours des phagocytes. Sans entrer dans une critique détaillée de ces travaux, il suffit de comparer leur texte avec les figures explicatives (comme c'est le cas pour le mémoire de Karawaiev) pour s'assurer de l'existence de phénomènes phagocytaires incontestables qui n'ont pas été suffisamment reconnus par les observateurs cités.

« La métamorphose des Invertébrés, tout autant que celle des Amphibiens, fourmille pour ainsi dire de faits démontrant le rôle prépondérant des phagocytes dans l'atrophie. »

Anglas (00), chez les *Abeilles*, trouve une action phagocytaire ; celle-ci est constatée aussi par Pérez (99) chez les *Fourmis* et les *Tinéides*. Ces deux auteurs admettent pourtant qu'il n'y a pas de *Körnchenkugeln* chez les Hyménoptères. Mais Terre (99) nie toute action phagocytaire dans la disparition de certains organes de l'Abeille.

Anglas (00), conciliant l'histolyse des Muscides, où l'on trouve des *Körnchenkugeln*, avec celle des Hyménoptères où ces éléments n'existent pas, crée la *lyocytose*, d'après laquelle « des éléments cellulaires peuvent agir sur d'autres éléments cellulaires et en amener la destruction ».

« Les rapports entre le lyocyte et les éléments digérés peuvent varier ; la lyocytose peut s'exercer à distance ou par accolement ou par englobement. Ce dernier est celui de la phagocytose.

En réponse à une note de Giard (00), admettant que les processus internes des métamorphoses ne sont pas identiques pour les divers animaux, voire même pour les divers organes du

même animal, Mesnil (00), parlant en son nom et au nom de Metchnikoff, dit qu'au point de vue de l'histolyse musculaire : l'observation de la phagocytose intervenant dès le début de l'histolyse avant toute altération du muscle constatable au microscope est seule exacte.

Berlese (00), à la fin de ses conclusions sur les phénomènes internes des métamorphoses des Insectes métaboliens termine en disant que :

« Les leucocytes ou amœbocytes, non seulement ne détruisent jamais un tissu ou, tout au moins, ne digèrent que des détritus, mais, au contraire, ils donnent origine aux tissus mésodermiques. Donc, le nom de phagocytes est précisément le contraire de celui qu'ils mériteraient et le phénomène de phagocytose, ainsi qu'il a été soutenu par Kowalevsky, Rees, etc., dans la nymphose n'a aucun fondement de vérité.

Et plus récemment, Kellogg (01), examinant les métamorphoses de deux Diptères, trouve, chez l'un *(Blepharocera)*, des phénomènes de phagocytose, tandis que chez l'autre *(Holorusia)*, il n'en trouve pas.

Mes recherches m'ont amené aux mêmes résultats que l'auteur précédent.

Dans les genres *Simulia*, *Chironomus*, la phagocytose est ou très réduite, ou n'existe même pas dans l'histolyse de certains organes larvaires, comme par exemple celle des glandes salivaires et de certains muscles.

Chez le *Gastrophilus*, au contraire, les phagocytes, *Körnchenkugeln*, sont très nombreux et j'ai décrit dans l'histolyse d'un grand nombre des organes larvaires de ce Diptère une intervention phagocytaire très nette.

D'autre part, Conte et moi (01), étudiant les métamorphoses de Cercaires urodèles de Mollusques terrestres, nous avons constaté des phénomènes d'histolyse sans aucune intervention de phagocytes.

Des travaux qui précèdent je suis donc en droit de conclure que :

I. *La phagocytose n'existe pas toujours dans l'histolyse des organes larvaires, durant la métamorphose.*

Recherchons maintenant chez quels Insectes ces phénomènes se présentent.

De Bruyne (98), ainsi que je l'ai indiqué précédemment, pense que les phénomènes phagocytaires gagnent en importance avec les progrès phylogénétiques. Chez les Diptères, j'ai surtout constaté cette phagocytose chez les *Muscides*, les *Œstrides,* c'est-à-dire chez les Diptères supérieurs ; tandis qu'elle est très réduite et nulle chez les Diptères inférieurs *(Simulia, Chironomus).* Cependant, Kellogg, chez *Blephoracera*, qui est un *Némocère*,a constaté l'existence de phagocytes.

Pour Van Rees (89), Korotnef (92), Karawaiev (98), la présence de ces phénomènes de phagocytose est en relation avec la durée de la métamorphose.

D'après van Rees (89), s'il n'observe pas de phagocytes dans l'histolyse des glandes salivaires des *Muscides* ainsi que l'avait signalé Kowalevsky (87), cela est dû à ce qu'il a opéré sur des pupes des mois d'avril et mai, époque où la durée de la nymphose est plus longue qu'au mois de juillet, date à laquelle Kovalevsky a fait ses observations.

La métamorphose des *Musca* dure peu de jours, celle des *Tinea* un peu moins de deux semaines, celle du *Tenebrio* quelques semaines et pour les Fourmis beaucoup plus longtemps, ainsi pour *Lasius* elle dure du premier beau jour du printemps jusqu'au commencement de juin et même quelquefois plus tard [Kellogg (01)]. Aussi, Korotnef et Karawaiev pensent-ils que la phagocytose n'existe pas chez les Insectes qu'ils ont observés à cause de la longue durée de leur pupation.

Kellogg (01) ne peut accepter cette opinion, car :

« Dans la mouche *Blepharocera* dont la nymphose dure dix-huit jours, la phagocytose est distinctement présente, tandis que dans la mouche *Holorusia*, dont la nymphose ne dure que douze jours, l'histolyse n'est pas accompagnée de phagocytose. »

J'ai moi-même observé que, chez les Diptères inférieurs, comme ceux du genre *Chironomus*, *Simulia*, où la nymphose dure quelquefois de trois à cinq jours, il n'existe pas de phagocytose, tandis que chez le *Gastrophilus*, la pupation est de trente à quarante jours, et ces phénomènes sont très développés.

Kellogg (01) explique la raison de la présence des phagocytes dans l'histolyse du *Blepharocera* et leur absence dans l'*Holorusia* par l'importance des changements métamorphiques, le degré d'histolyse.

Je me rallie à cette manière de voir, car les changements subis par les Diptères supérieurs à larves apodes et acéphales sont toujours plus importants que ceux des Diptères inférieurs à larves apodes, mais céphalées ; aussi, c'est surtout chez les premiers que les phénomènes de phagocytose sont bien nets et je conclus que :

II. *La présence de la phagocytose est en relation avec l'importance des modifications subies durant la métamorphose.*

Quels sont les tissus attaqués par les phagocytes et dans quel état se trouvent-ils au moment de l'attaque?

Kowalevsky (87) considère que les tissus larvaires sont phagocytés au début de leur histolyse. Pour lui, au moment de la pénétration des phagocytes, ces tissus sont encore sains et normaux; quant aux disques imaginaux ils ne subissent jamais l'atteinte des éléments migrateurs, par suite probablement d'une sécrétion protectrice. Pour Van Rees (89), les éléments imaginaux, tout comme les éléments larvaires, peuvent être soumis à l'action phagocytaire.

De Bruyne (98) et Nötzel (98) admettent que les tissus larvaires subissent une dégénérescence préalable avant d'être phagocytés.

Caullery (94), chez les Ascidies composées et Calvet (00), chez les Bryozoaires, constatent de même une dégénérescence avant l'action phagocytaire.

Metchnikoff (99) parlant de l'état des éléments phagocytés dit :

« On pense toujours que les phagocytes détruisent les cellules affaiblies et les tissus et organes devenus inutiles pour l'organisme. Exprimée sous cette forme, la proposition revêt un caractère téléologique et donne lieu à des malentendus très graves. Il y a bien des cellules affaiblies et des organes inutiles qui ne deviennent pas la proie des phagocytes. »

Et, au sujet des éléments imaginaux, il s'exprime ainsi :

« Lorsque nous voyons à côté d'une quantité d'organes larvaires englobés par les phagocytes, d'autres organes très voisins comme les disques imaginaux (des larves d'Echinodermes ou d'Insectes) et échappant si bien à la phagocytose ; il faut bien admettre que ces organes résistants se défendent par une sécrétion protectrice et il faut que cette substance entoure de très près la cellule qui la produit et qu'elle ne se répande pas au delà. »

Cette sécrétion peut se produire en dehors de tout fonctionnement.

« Ainsi, les organes embryonnaires en voie de développement actif, ou dans la période d'arrêt (comme les disques imaginaux des larves), ne fonctionnent pas encore comme organes, ce qui ne les empêche pas de résister très bien, malgré l'entourage de nombreux phagocytes. »

Giard (oo) croit, avec Bataillon et Terre, à un état semi-pathologique des éléments histolysés, état résultant de l'asphyxie, de l'inanition, du non-fonctionnement, aussi bien que des sécrétions internes de l'organisme métabole.

Mesnil (oo) et Metchnikoff pensent volontiers avec Giard que, dans un grand nombre de cas, le point de départ de l'histolyse existe dans une altération préalable des tissus.

Pour Berlese (oo), les leucocytes n'altèrent en rien la substance englobée ; de là, ils ne la digèrent pas et ils ne méritent pas le nom de phagocytes, c'est-à-dire, de cellules digérantes. Ils servent au transport de substances élaborées aux organes qui ont besoin d'aliments ou qui sont en voie de formation.

Dans mes études sur les métamorphoses des Diptères, j'ai toujours constaté des signes de dégénérescence dans les éléments avant l'intervention des phagocytes ; cette dégénérescence est souvent très avancée au moment de la pénétration des éléments migrateurs. Ceux-ci incorporent des fragments de tissus et leur font subir des transformations par digestion intra-cellulaire, ils agissent donc bien comme phagocytes. J'ai fréquemment montré, au cours de mes recherches, que *les phagocytes n'agissent qu'après un commencement de dégénérescence des tissus histolysés.*

Pour les disques imaginaux j'ai constaté, comme Van Rees, que les phagocytes pouvaient y pénétrer ; mais, dans ce cas, l'action des éléments migrateurs est très faible. Ils sont bientôt complètement entourés de cellules embryonnaires et commencent alors à dégénérer.

Quand on examine l'histolyse d'un même tissu durant les métamorphoses d'un Insecte, comme je l'ai fait pour le *Gastrophilus*, l'on constate que, tandis qu'une portion de ce tissu disparaît après un commencement de dégénérescence sous l'action de phagocytes, une portion plus ou moins importante subit simplement la dégénérescence et s'histolyse complètement sans l'intervention des éléments migrateurs. J'ai indiqué, à maintes reprises, ces différences, en parlant de l'histolyse de l'hypoderme, des cellules trachéennes, des cellules adipeuses, etc.

Par suite, je conclus que :

Durant la métamorphose des Diptères, un même tissu, qui disparaît surtout par dégénérescence peut, dans quelques cas, être partiellement phagocyté.

De ces différentes observations, il résulte :

Que la phagocytose n'a pas un rôle prépondérant dans toutes les métamorphoses, car elle peut ne pas exister dans beaucoup de celles-ci et elle n'agit que secondairement dans les phénomènes postembryonnaires de certains Diptères.

Au cours de la métamorphose de ces Insectes, des organes

larvaires subissent une dégénérescence, les cellules adipeuses (trophocytes) et les leucocytes (phagocytes) peuvent prendre les produits de cette dégénérescence, les remanier et les transformer en substances élaborées servant à l'édification des tissus imaginaux.

LA SPÉCIFICITÉ DES FEUILLETS

DURANT LA MÉTAMORPHOSE DES DIPTÈRES

L'étude de l'histolyse m'a permis d'indiquer le rôle de la phagocytose, durant les métamorphoses, celle de l'histogenèse apporte quelques données sur la spécificité des feuillets.

A l'heure actuelle, un grand nombre de Zoologistes croient encore à la spécificité absolue des feuillets.

C'est ce que Faussek (01) exprime de façon très nette lorsqu'il dit :

« Depuis que la théorie des feuillets a été considérée comme un dogme en embryologie comparée, cette opinion régnait que, dans le bourgeon, le processus devait se répéter comme dans l'œuf en voie de développement. Il paraissait impossible qu'un seul et même organe prît naissance par deux voies différentes et on considérait comme nécessaire que, dans le développement, les feuillets de l'organisme maternel aient leur rôle. »

Je ne traiterai pas ici l'ensemble de la question qui est résumée dans les travaux tout récents de Faussek (01), Saint-Remy (01) et Conte (02). J'envisagerai seulement les arguments fournis à ce point de vue par l'étude de l'origine des disques imaginaux.

Les opinions des auteurs sur ce sujet peuvent se ramener à deux : celle de Kowalevsky et celle de Ganin et Van Rees.

Le premier pense que la spécificité des feuillets est conservée par des cellules localisées dans les disques et qui régénèrent les parties histolysées du feuillet correspondant. Cette idée se

trouve nettement exprimée dans la phrase suivante de Kowalevsky (87).

« Ectoderme, mésoderme et endoderme ont chacun leur rudiment imaginal propre, qui se développe très lentement durant la vie larvaire, et c'est seulement après la métamorphose de la larve qu'ils acquièrent leur complet développement. »

En opposition avec Kowalevsky, Ganin (75) et Van Rees (89) trouvent que les disques imaginaux thoraciques et abdominaux sont exclusivement ectodermiques, ils proviennent de portions différenciées de l'hypoderme, puis prolifèrent pour donner le mésenchyme, deuxième partie du disque.

On sait d'ailleurs qu'en étudiant le développement embryogénique des Insectes, Heymons, Lécaillon (98) et Pratt (01) ont vu que l'endoderme subit une dégénérescence et est remplacé par l'ectoderme dans la formation du tube digestif larvaire.

On est donc en droit d'en conclure que les anneaux imaginaux de ce tube digestif sont aussi ectodermiques et que, par suite, l'intestin de l'imago provient du feuillet externe.

Les études que j'ai faites sur le *Gastrophilus* et le *Tanypus* m'amènent à considérer les disques thoraciques et abdominaux comme des différenciations hypodermiques qui prolifèreront plus tard pour donner le mésenchyme interne. La partie épithéliale et le mésenchyme du disque sont donc tous deux d'origine ectodermique.

D'autre part, j'ai montré que le mésenchyme donnait naissance aux muscles et à des trachées ; par suite, la majeure partie des tissus de l'adulte dérivent de l'ectoderme embryonnaire. Dans le *Gastrophilus* adulte on ne peut considérer comme mésodermique que le tissu adipeux qui provient d'une transformation des leucocytes ; l'hypoderme, les trachées, les muscles et probablement le tube digestif dérivent de l'ectoderme ; quant aux glandes génitales elles-mêmes, un grand nombre d'auteurs les considèrent comme des formations de ce feuillet externe.

Ces résultats, qui concordent avec ceux de Ganin et de Van Rees, m'autorisent à conclure que :

La spécificité des feuillets n'est pas conservée dans les métamorphoses des Diptères, pas plus qu'elle ne l'est dans certains phénomènes de régénération et de bourgeonnement chez d'autres animaux.

Chez ces Insectes, dans le développement embryonnaire, comme dans le développement postembryonnaire, la spécificité des feuillets n'existe pas et nous voyons que l'ectoderme se substitue d'abord, chez l'embryon, à l'endoderme dégénéré et donnera plus tard, chez la pupe, différents tissus qui, le plus souvent, ont, dans l'ontogénie, une origine mésodermique.

Lyon, septembre 1901.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Anglas (1900), Observations sur les métamorphoses internes de la Guêpe et de l'Abeille *(Bull. Scient. de la France et de la Belgique*, t. XXXIV, 111 p., pl. XIX à XXIII).

— (1901) Quelques remarques sur les métamorphoses internes des Hyménoptères *(Bull. Soc. Entom. de France*, 1901, p. 104).

Balbiani (1881), Sur la structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de Chironomus *(Zool. Anzeig.*, 1881, pp. 637-641).

Batelli (1879), Contribuzione all'anatomia ed alla fisologia della larva dell'Eristalis tenax *(Bull. Soc. Entom. Ital.*, 1879);

Bataillon (1891), Recherches anatomiques et expérimentales sur la métamorphose des Amphibiens anoures *(Ann. Univ. de Lyon*, t. II, fasc. 1).

— (1893), Métamorphose du ver à soie et son déterminisme évolutif *(Bull. Scient. de la France et de la Belgique*, t. XXV).

Bengtsson (S.) (1897), *Studier öfver Insektlarver I. Till kännedomen om Larven of Phalacrocera replicata Lin*, Lund. 1897.

Berlese (A.) (1899), Osservazioni su fenomini che avvengono durante la ninfosi degli insetti metabolici, partie 1ª : Tessuto adiposo *(Rivista di Patologia Vegetale*, anno VIII, 1899).

— (1900), Intorno alle Modificazioni di alcuni tessuti durante la ninfosi della Calliphora erythrocephala *(Bulletino della Soc. Entom. Ital.*, anno XXXII, 3e Trim., pp. 253-288).

— — Considerazioni sulla Fagocitosi negli insetti metabolici *(Zool. Anzeig.*, Bd X XIII, nº 622).

— (1901), Vorgänge, welche während der Nymphosis der metabolischen Insecten vorkommen *(Zool. Anzeig.*, Bd. XXIV, nº 651, pp. 515-521).

Blanc (L.) (1891), La tête du Bombyx mori à l'état larvaire *(Labor. d'Et. de la soie*, 1889-1890).

Brauer (1863), *Monographie der Œstriden*, Wien, 1863.

— (1883), Die Zweiflüger des Kais. Museum zu Wien III, Syst. Stud auf Grundlage der Dipteren Larven *(Denkschr. der Kais. Akad. der Wiss.*, Wien, 1883).

Bruyne (De) (1898), Recherches au sujet de l'intervention de la phagocytose dans le développement des Invertébrés *(Archiv. de Biologie*, t. XV, p. 181, pl. VII à XI).

Bugnion (1891), Recherches snr le développement postembryonnaire, l'anatomie et les mœurs de l'Encyrtus fuscicollis *(Recueil zool. suisse*, t. V, 1891).

Burmeister (H.) (1835), *Handbuch der Entomologie*, Berlin.

Burnens (1899), Leucocytes et leur influence dans la métamorphose *(Arch. sc. phys. nat. Genève*, t. VIII, pp. 182-183.)

Calvet (1900), *Contributions à l'histoire naturelle des Bryozoaires ectoproctes marins* (thèse de doctorat es-sciences, Paris).

Caullery (M.) (1895), Contributions à l'étude des Ascidies composées *(Bull. scient. de la France et de la Belgique*, t. XXVII).

Conte (A.) (1902), Contributions à l'Embryologie des Nématodes *(Ann. Univ. de Lyon*, thèse de doctorat ès-sciences).

Cuénot (1891), Le sang chez les Invertébrés *(Arch. de Zool. expér.*, 1891).

— (1896), Etudes physiologiques sur les Orthoptères *(Arch. de Biologie*, t. XIV, p. 293, pl. XII-XIII.)

Le Dantec (F.) (1891), *Digestion intracellulaire chez les Protozoaires* (thèse, Faculté sc., Paris 1891).

Degeener (P.) (1900), Entwickl der Mundwerkzeuge und des Darmkanals von Hydrophilus *(Zeitsch. f. Wiss. Zool.*, Bd. LXVIII, 1900).

Dufour (L.) (1839), Sur les métamorphoses des Diptères fongivores *(Ann. Sc. nat.*, 2e série, t. XII).

— (1844), Anatomie générale des Diptères *(Ann. Sc. nat.*, 3e série, t. I).

— (1851), Recherches anatomiques et physiologiques sur les Diptères *(Mém. de l'Institut. savants étrangers*, 2e série, Sc. math. et phys., t. XI).

Enderlein (G.), (1899), Die Respirationsorgane der Gastriden *(Sitz. d. Kais. Akad. d. Wiss. Math-naturw. Class. Wien.*, Bd. 118, Abth. I, pp. 235-303).

— — (G.), Beitrag zur Kenntnis des Baues der quergestreiften Muskeln bei den Insekten *(Arch. mikr. Anat.*, Bd. LV, 1899, pp. 144-150, Taf. 1).

Faussek (V.) (1900), Untersuchungen über die Entwickelung der Cephalopoden *(Mitth. aus der Zool. Stat. z. Neapel.*, Bd. 14).

FRENZEL (1886), Einiges über den Mitteldarm der Insekten sowie über Epithelregeneration (*Arch. f. mikrosc. Anat.*, Bd. XXVI).

GANIN (1875), Matériaux pour servir à l'histoire du développement post-embryonnaire des Insectes (en russe) (Société des médecins et des naturalistes russes de Varsovie. Résumé de Hoyer, dans *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 1877).

VAN GEHUCHTEN (1890), Recherches histologiques sur l'appareil digestif de de la larve de la Ptychoptera contaminata. Etude du revêtement épithélial et de sa sécrétion (*La Cellule*, t. VI).

GIARD (1900), Sur le déterminisme de la métamorphose (*C. R. Soc. Biologie*, 1900, p. 131).

GONIN (J.) (1894), Recherches sur la métamorphose des Lépidoptères. De la formation des appendices imaginaux dans la chenille Pieris brassicæ (Bull. Soc. vaud. sc. nat , XXX, 1894).

GRABER (V.) (1889), Vergleichende Studien ueber die Embryologie der Insecten und besonders der Musciden (*Denkschr. K. Akad. Wiss. Wien. math. naturw. Cl.*, Bd L VI, pp. 257-314, Taf. 1-10).

GUYOT (1901), Contribution à l'étude des larves de Gastrophiles (Œstrides), parasites de l'estomac du cheval (*Archiv. de parasitologie*, t. IV, n° 2, pp. 169-221).

HART (C.-A.) (1895), On the Entomology of the Illinois River and adjacent waters (*Bull. of the Illinois State Laboratory*, vol. IV, 1895).

HECHT (E.) (1899), Notes biologiques et histologiques sur la larve d'un Diptère (Microdon mutabilis, L. (*Arch. Zool. Exp.*, 3e S, vol. VII, pp. 363-382).

HENNEGUY (1900), Corps adipeux des Muscides pendant l'histolyse (*C.R. Ac. Sc.* 1900, p. 908).

HÉROLD (1815), *Entwicklungsgeschichte der Schmetterlinge anatomisch und physiologisch bearbeitet. Cassel und Marburg.*

HURST (1890), *The pupal stage of Culex* (Inaug. dissert., Leipzig.)

HURST (1890) (II), The postembryonic dévelopment of a gnat (Culex) (*Transact. of the Liverp. biolog. Society*, vol. IV, p. 170.)

JOLY (N.) (1846), Recherches sur les Œstrides en général (*Annales de la Soc. d'agriculture de Lyon*, t. IX, p. 157-305).

KARAWAIEV (W) (1898), Die nachembryonale Entwicklung von Lasius flavus (*Zeitschr. f. w. Zool.* XXIV).

— (1899), Darmkanal der Larve von Anobium paniceum (*Biolog. Centralbl.* 1899).

KELLOGG (1900), Notes on the Life history and structure of Blepharocera capitata Loew (*Ent. News*, vol. XI, 1900, p. 305-318).

Kellogg (1901), Phagocytose in the postembryonic development of the Diptera *(Americ Natur.* 1901, p. 362-368.)

Kieffer (J.-J.) (1901), Cécidomyides d'Europe et d'Algérie *(Ann. de la Soc. entom. de France*, LXIX, 1900).

Korotneff (1892), Histolyse und Histogenese des Muskelgewebes bei der Metamorphose der Insecten *(Biol. Centralbl.* XII).

Koschevnikov (1900), Ueber den Fettkörper und die Œnocyten der Honigbiene *(Zool. Anz.* Bd XXIII, n° 618).

Kowalevsky (1886), Zur embryonalen Entwicklung der Musciden *(Biol. Centralbl* , Bd. VI, pp. 49-54).

— — Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane *(Biol. Centralbl.* Bd. VI. p. 75).

— (1887), Beiträge zur Kenntniss der nachembryonalen Entwicklung der Musciden *(Zeitschr. f. w. Zool.* Bd. 45).

— (1889), Ein Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane *(Biol. Centralbl.*, IX.).

Künckel d'Herculais (1875), *Recherches sur l'organisation et le développement des Volucelles.*, Paris, 208 pp., 12 pl.

Lécaillon (1898), Recherches sur l'œuf et sur le développement embryonnaire de quelques Chrysomélidœ *(Archiv. d'Anat., microscopiq.*).

Lécaillon (1899), Sur les prolongements ciliformes de certaines cellules du consin adulte. Culex pipiens *(Bull. Soc. Ent. France*, p. 353, V. 68).

Lécaillon (1900), Recherches sur la structure et le développement post-embryonnaire de l'ovaire des Insectes, 1° Culex pipiens *(Bull. Soc. entom. France*, 1900, p. 90).

Leydig (1851), Anatomisches und histologisches über die Larve der Corethra plumicornis *(Zeitschr. f. wiss. Zool.)*, t. III, 1851.

Lowne (T.) (1895), *The Anatomy, Physiology, Morphology and development of the Blow Fly* (Calliphora erythrocephala) London, Vol. I, 1890-92, Vol. II, 1893-95.

Lyonnet (1760) (P.), *Traité anatomique de la chenille qui ronge le saule* (La Haye).

Marchal (1896), Cécidomyies des céréales et leurs parasites. *(Annales Soc. Entomol. de France*).

Mayet (Valéry) (1896), Sur une nouvelle fonction des tubes de Malpighi *(Bull. Soc. Entom. France*, 1896).

Meinert (1886), De eucephale Myggelarver *(Vidensk. Selsk. 6. Rœkke naturvid. og. math.* afd. III. 4. pp. 373-493, Pl. I-IV).

Mesnil (F.) (1900), Quelques remarques au sujet du déterminisme de la Métamorphose *(C. R. Soc. Biol.*, 1900, p. 148).

Metchnikov (1883), Untersuchungen über die intracelluläre Verdauung bei wirbellosen Thieren (*Arb. Zool. Inst. Wien*, Bd. V, Heft 2, pp. 141-168).

— (1899), Revue de quelques travaux sur la dégénérescence sénile (Année biologique t. III, 1897, p. 249-265).

Miall (1895), *The natural history of aquatic Insects*.

Miall (L.-C.) et Hammond (A.-R.), (1892), The development of the head of the Imago of Chironomus (*Linn. Trans. Zool.* 2 nd Ser. V. pp. 265-279, pl. XVIII-XXI).

— (1990), *The Structure and life history of the Harlequin-Fly* (Chironomus). Oxford, 1900.

Nötzel (1898), Zur Kenntnis der Histolyse (*Archiv. Pathol. Anat.*, Bd. CLI, 1898).

Osten-Sacken (1895), Condensed Account of our present knowledge of the early stages of Psychodidœ (*Trans. Entom. Soc. London*, 1895, p. 147-152).

Pantel (1898), Thrixion Halidayanum Rond. Essai monographique sur les caractères extérieurs, la biologie et l'anatomie d'une larve parasite du groupe des Tachinaires (*La Cellule*, t. XV, 1898).

Pérez (Ch.) (1900), Sur l'histolyse musculaire chez les Insectes (*C. R. Soc. Biologie*, 1900).

— (1901), Sur quelques points de la métamorphose des Fourmis (*Bull., Soc. Entom. de France*, p. 22, 1901).

Pratt (H. S.) (1893), Beiträge zur Kenntniss der Pupiparen (*Arch. f. Naturg Jahrg*, Bd. LIX, I, pp. 151-200, Taf. 6.

— (1900), The embryonic history of. imaginal discs in Melophagus ovinus S. together with on account of the earlier stages in the development of the insect (*Proceedings of the Boston Society of Nat. History*, vol XXIX, pp. 241-272).

Prenant (A.) (1899), Terminaison intracellulaire et réellement cytoplasmique des trachées chez la larve de l'œstre du cheval (*C. R. Soc. Biol.*, pp. 507-510, 1899).

— (1900), Notes cytologiques, cellules trachéales des œstres (*Arch. d'Anat. Micr*, t. III, 1900).

Raillet (1895), *Traité de zoologie médicale et agricole*, Paris 1895.

Raschke (1887), Die Larve von Culex nemorosus (*Archiv f. Naturg.*, pp. 133-163, 1887).

Réaumur (R.-A.-F.) (1734-1742), *Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes*, 6 vol, les vol. IV. et V contiennent les Diptères.

Rees (van) (1889), Beiträge zur Kenntniss der inneren Metamorphose von Musca vomitaria (*Zool. Jahrb.*, Bd. III, Anatomie).

Remy (Dr St.) (1901), Idées actuelles sur la valeur morphologique des feuillets germinatifs *(Rev. gén. des Sciences*, 1901).

Rengel (1896), Uber die Veranderungen des Darmepithels bei Tenebrio molitor während der Metamorphose *(Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. LXII, pp. 1-60, Taf. I, 1896).

Riley (1892), The ox bot in the United States (habits and natural history of Hypoderma lineata *(Insect Life*, IV, p. 302).

Scheiber (1860-1862), Vergleichende Anatomie und Physiology der Œstriden Larven *(Sitzunsgsber d. k. Akad d. wiss. Wien*, 1re partie, Bd , XLI, 2e partie, Bd. XLV).

Schiner (J.-R.) (1862-1864), *Fauna Austriaca. Die Fliegen (Diptera)*, 2 vol , Wien,

Schrödrr (v. d. Kolk) (1845), Mémoire sur Anatomie et Physiologie de Gastrus equi *(Verhandl d. Kl. Nederl. Instit.*, D. II, pp. 1-155).

Sinéty (de) (1900), Les tubes de Malpighi des Phasmides *(Bull. Soc. Entom. de France*, 1900).

Supino (1900), Osservazioni sopra fenomeni che avvengono durante lo sviluppo postembrionale della Calliphora erythrocephala *(Atti della Reale Accad dei Lincei Rend*, vol. IX, 1900).

Supino (F.) (1900), Osservazioni sopra fenomeni che avvengono durante la sviluppo postembrionale della Calliphora erythrocephala *(Bollet, del Soc. Entom. Ital.*, pp. 192-216, 1900).

Swammerdam (1737-1738), *Bijbel der natuure*, Leydæ (1737-1738).

Terre (1898), Sur les troubles respiratoires qui accompagnent la métamorphose des Insectes holométaboliens *(C. R., Soc. Biologie*, 22 oct. 1898).

— (1899), Contributions à l'étude de l'histolyse et de l'histogenèse du tissu musculaire chez l'Abeille *(Bull. Soc. Entom. de France*, 1899 et *C. R. Sc. de Biologie*, 1899).

— (1900), Contributions à l'étude de l'histolyse du corps adipeux chez l'Abeille *(Bull. Soc. Entom. de France*, 1900).

Vallé (L.) (1900), *Recherches sur les glandes des Diptères*, pp. 80, pl. I-VII (th. de doctorat ès-sciences, Paris, 1900).

Vaney (C.) (1900), Contributions à l'étude des phénomènes de métamorphose chez les Diptères *(C. R. Ac. Sc.*, 5 nov. 1900).

— (1900), Note sur les tubes de Malpighi des larves de Stratiomys *(Bull. Soc. Entom. Fr.*, 1900, p. 360).

Vaney et A. Conte (1901), Sur des phénomènes d'histolyse et d'histogenèse accompagnant le développement des Trématodes endoparasites des Mollusques terrestres *(C. R. Ac. Sc.*, 29 avril 1901).

VERSON (1898), Zur Entwicklung des Verdaaungscanals beim Seidenspinner, *(Zool. Anzeig.*, XXI Bd, 1898, p. 431).

— (1900), Beitrag zur Œnocytenlitteratur, *(Zool. Anzeig.*, XXIII, Bd, 1900, p. 657).

VIALLANES (1882), Recherches sur l'histologie des Insectes et sur les phénomènes histologiques qui accompagnent le développement postembryonnaire de ces animaux *(Ann. Sc. nat. Zool.* V. S., t. XIV, 1882).

VIGNON (P.) (1899), Sur l'histologie du tube digestif de la larve de Chironomus plumosus *(C. R. Ac. Sc. Paris*, t. CXXVIII, p. 1596-1598).

WAHL (1899), Ueber das Tracheensystem von Eristalis *(Arbeit. aus d. Zool. Instit.*, Wien, 1899, t. XII).

WANDOLLECK (1899), Zur Anatomie der cycloraphen Dipterenlarven. Anatomie der Larve den Platycephala planifrons (F.) *(Abhandl. u. Bericht. d. Königl. Zool. u. Anthrop. Ethnog. Museum. zu Dresden Festschrift,* 1899).

WEISMANN (1863), Ueber die Entstehung des vollendeten Insects in Larve und Puppe *(Abhandl. der. Senckenb. naturf. Ges.*, Bd IV, 227-260, Taf. 10-12).

— (1864), Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen on Musca vomitaria und Sarcophaga carnaria *(Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 14, 1864).

— (1866), Die Metamorphose der Corethra plumicornis *(Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 16-1866).

WEYENBERGH (1872), *(Beiträge zur Anatomie und Histologie der hemicephalen Dipterelarven. die Gattung Ctenophora* (Inaug. Dissert. Haarlem, 1872).

WIELOWIEJSKI (1886), (H. von), Ueber das Blutgewebe der Insekten (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 86, pp. 512-536).

EXPLICATION DES PLANCHES[1]

PLANCHE I

Fig. 1. — *Région céphalique de la larve du Stratiomys* (les téguments du 1er segment thoracique ont été enlevés) — T, portion extérieure de la tête; *bd*, bouclier dorsal; *bv*, bouclier ventral; *œ*, œsophage; *dc*, disque céphalique trilobé avec son pédoncule, *pd*; *C*, cerveau; *Cn*, chaîne nerveuse ventrale.

Fig. 2. — *Coupe longitudinale latérale de la région céphalique de la larve du Stratiomys.* — I, II, 1er et 2e segments thoraciques; *bd*, bouclier dorsal; *dc*, disque céphalique; *c*, cerveau; *mo*, muscles obliques, G. 25.

Fig. 3. — *Coupe longitudinale médiane de la région céphalique de la larve du Stratiomys.* — *bd*, bouclier dorsal; *C*, cerveau; *cv*, chaine nerveuse ventrale; *cf*, pièce cornée fixe et *cm* pièce cornée mobile de l'appareil triturateur; *l*, lame impaire servant de base d'insertion aux muscles en éventail *(me)*; *ma*, muscles antagonistes des muscles en éventail; *mo*, muscles obliques; *ph*, pharynx; *œ* œsophage, G. 44.

Fig. 4. — *Coupe longitudinale de la tête d'une larve de la Simulia.* — *d. oc*, disque optique; *dv*, disque ventral; *C*, cerveau; *gs*, canal excréteur des glandes salivaires, G. 80.

Fig. 5. — *Coupe horizontale d'une jeune pupe du Gastrophilus equi.* — *dc*, disques céphaliques; *pd*, pédoncules de ces disques; *ph*, pharynx; *gs*, glandes salivaires, *sa*, stigmates antérieurs; *C*, masse centrale nerveuse; *d.b*, disques buccaux, G. 18.

Fig. 6. — *Coupe horizontale de la tête d'une larve du Tanypus.* — *d.oc*, disque des yeux composés; *n.op*, nerf optique; *C*, cerveau; *m*, muscles de la partie antérieure du tube digestif, G. 115.

Fig. 7. — *Coupe du disque imaginal d'une aile dans une jeune pupe du Gastrophilus equi.* — *Ep*, partie épithéliale du disque; *més*, mésenchyme du disque: *tt'* points montrant le passage des cellules épithéliales en cellules du mésenchyme; *l*, leucocytes; *tr*, trachée; *mtr*, matrice trachéenne formée de plusieurs couches de petites cellules, G. 330.

Fig. 8. — *Disque imaginal abdominal d'une larve de Gastrophilus equi au moment de la pupation.* — *c*, cellules du disque dont certaines, *c'*, ont deux noyaux; *h*, cellules de l'hypoderme larvaire; *l*, leucocytes, G. 770.

Fig. 9. — *Coupe transversale du pharynx de la larve du Gastrophilus equi.* — *c. ph*, cavité pharyngienne; *l*, larves chitineuses; des cavités latéro-dorsales *(cd)*; *mv*, muscles verticaux; *m*, muscles, G. 140,

Fig. 10. — *Région d'un disque imaginal abdominal chez une pupe de dix jours de Gastrophilus equi.* — *Ep*, partie épithéliale formée de plusieurs couches de cellules donnant naissance dans sa portion interne aux cellules libres du mésenchyme *(més)*; *gr*, groupes de ces dernières cellules; *ca*, cellules adipeuses; *k*, Körnchenkugeln.

Fig. 11. — *Leucocytes au début de la nymphose chez Gastrophilus equi*, G. 1200.

Fig. 12. — *Deux Körnchenkugeln.* — A phagocytant la sphérule *s*; B, gorgé d'inclusions *(ii)*, G. 1200.

Fig. 13. — *Körnchenkugeln ayant perdu en grande partie ses inclusions.* — *n* noyau; *i*, inclusions en voie de disparition; *pr*, protoplasme réticulé, G. 1200.

Fig. 14. — *Localisation des cellules adipeuses larvaires thoraciques sous l'hypoderme (pupe de Chironomus).* — *c*, cellules libres venant se joindre au tissu formé, *t*, G. 700.

[1] *Le lithographe, auquel j'avais donné des dessins bien exécutés, m'a remis des planches dont le lecteur pourra juger l'imperfection, malgré tous les soins apportés par l'imprimeur. Les retouches auraient été tellement nombreuses que j'ai dû renoncer à les faire exécuter.*

PLANCHE II

Fig. 15. — *Portion du tissu adipeux viscéral et abdominal de la larve de Chironomus*, G. 700.

Fig. 16. — *Portion du tissu adipeux pariétal et abdominal de la larve du Chironomus.*

Fig. 17. — *Tissu adipeux thoracique d'une jeune pupe de Chironomus.* — *t a*, tissu adipeux larvaire se résolvant en cellules libres, *ca*, qui se localisent sur le muscle larvaire, *ml; mi*, muscle imaginal, G. 700.

Fig. 18 — *Localisation des cellules adipeuses larvaires et thoraciques sous l'hypoderme (pupe de Chironomus).* — *c*, cellules libres venant se joindre au tissu formé, *t; hy*, hypoderme.

Fig. 19. — *Cellule adipeuse d'une pupe de dix jours du Gastrophilus dont le proloplasme est chargé de granulations.* — *a*, amas de ces granulations; *n*, noyau.

Fig. 20. — *Cellule adipeuse*, *c.a*, d'une pupe de quinze jours du Gastrophilus émettant une sphérule, *s*, de granulations; *kk*. Kornchenkugeln, G. 330.

Fig. 21. — *Formation du tissu adipeux imaginal dans une pupe de vingt jours du Gastrophilus.* — *h*, hypoderme imaginal; *ca*, cellule adipeuse larvaire à protoplasme chargé de granulations; *l*, leucocytes se modifiant pour donner les cellules adipeuses.imaginales, G. 700.

Fig. 22. — *Disparition des cellules adipeuses larvaires dans la région abdominale.* — *c.a*, cellules adipeuses en dégénérescence; *g.ov*, masses ovariennes; *ph*, phagocytes, G. 330.

Fig. 23. — *Histolyse des cellules adipeuses (pupe de vingt jours du Gastrophilus. région antérieure).* — *ca*, *ca*, cellules adipeuses en dégénérescence; *l*, leucocytes, G. 260.

Fig. 24. — *Structure histologique des muscles de la larve de la Psychoda.* — *d*K, disque de Krause; *sl*, sarcolemme; *sp*, sarcoplasme, G. 1200.

Fig. 25 et 26. — *Histolyse du tissu musculaire chez une jeune pupe de Chironomus (région thoracique).* — *m.l*, muscle larvaire; *ca*, cellules adipeuses thoraciques pénétrant dans ces muscles et se chargeant en même temps de granulations graisseuses; *n*, noyau.

Fig. 27 et 28. — *Structure histologique des muscles de larve d'une Anthomyia montrant les relations des disques de Krause et du sarcolemme.* — *d*K, disque de Krause; *sl*. sarcolemme; *sp*, sarcoplasme; *n*, noyau; *f*, fibrilles musculaires, G. 1200.

Fig. 29. — *Noyau musculaire chromatolysé, n*, attaqué par des phagocytes, *ph*; (pupe de Gastrophilus equi); *f*, fibres musculaires, G. 700.

Fig. 30. — *Plusieurs figures de multiplication directe des noyaux durant l'histogenèse des muscles de Gastrophilus equi*, G. 1200.

Fig. 31. — *Attaque d'un muscle par les leucocytes (jeune pupe de Gastrophilus).* — *l*, leucocytes; *sl*, sarcolemme; *sp*, sarcoplasme granuleux, G. 700.

Fig. 32. — *Trois stades de chromatolyse de noyaux musculaires (pupe de Gastrophilus equi, région abdominale)*, G. 770.

Fig. 33. — *Histogenèse du tissu musculaire (pupe de Gastrophilus).* — Dans le sarcoplasme central, *sp*, se trouvent de nombreux noyaux en division directe *(n)* et des sphérules de graisse, *s; mp*, portion périphérique fibrillaire, G. 500.

Fig. 34. — *Histogenèse du tissu musculaire (pupe de Gastrophilus).* — *mp*, portion périphérique fibrillaire; *n*, noyaux en état de division; *sp*, sarcoplasme central; *l*, leucocyte, G. 500.

Fig. 35. — *Histogenèse des muscles thoraciques du Gastrophilus.* — *my*, myocytes dont plusieurs présentent un noyau en chapelet; K, Körnchenkugeln, G. 1200.

PLANCHE III

Fig. 36. — *Histolyse et histogenèse de l'hypoderme (pupe du Gastrophilus).* — *l*, *l*, cellules larvaires; *s*, sphérule; K, Körnchenkugeln; *ii*, cellules de l'hypoderme imaginal, G. 700.

Fig. 37. — *Spinule d'une larve d'Anthomyia.* — *a*, partie axiale; *r*, rameaux; *cc*, massif de cellules hypodermiques envoyant des prolongements dans les rameaux, G. 330.

Fig. 38. — *Epine d'une jeune larve de Gastrophilus.* — *pl*, portion lamelleuse; *pm*, portion moyenne jaunâtre; *pe*, portion externe de l'enveloppe chitineuse; *c*, cellule hypodermique productrice du poil.

Fig. 39. — *Hypoderme de jeune imago du Gastrophilus.* — *h*, cellules hypodermiques; *gs*, *gi*, cellules productrices du poil, G. 1200.

Fig. 40. — *Histogenèse de l'hypoderme (pupe du Gastrophilus).* — Cellules hypodermiques s'étirant et présentant une partie pariétale *(p)* et une partie profonde *(pf)* contenant le noyau *n*; *l*, phagocytes.

Fig. 41. — *Proventricule d'une larve de l'Anthomyia.* — *d*; partie directe de la valvule; *r*, partie réfléchie, G. 80.

Fig. 42. — *Proventricule (chambre cardiaque) et portion antérieure de l'estomac d'une larve du Tanypus.* — *œ*, œsophage; *pv*, proventricule; *s*, septum; *cd*, cellules à prolongements digitiformes, G. 80.

Fig. 43. — *Coupe transversale de l'intestin moyen d'une jeune larve de Gastrophilus.*

Fig. 44. — *Portion d'une coupe transversale de l'intestin moyen (larve de Psychoda sexpunctata)*, G. 700.

Fig. 45. — *Histolyse et histogenèse de l'intestin moyen (pupe jeune du Chironomus) coupe transversale.* — *ci*, cellules imaginales; *cl*, cellules larvaires.

Fig. 46. — *Cellules à prolongement digitiforme de l'estomac de la larve des Tanypus*, G. 330.

Fig. 47. — *Coupe transversale de la région proventriculaire (pupe de Gastrophilus).*

Fig. 48. — *Histolyse et histogenèse de la région œsophagienne (pupe de Gastrophilus).* — *ci*, cellules imaginales; *cl*, cellules larvaires; K, Körnchenkugeln, G. 330.

Fig. 49. — *Tubes de Malpighi de la larve du Stratiomys.* — *ti*, tubes intérieurs renfermant du calcaire; *te*, tubes externes.

Fig. 50. — *Histolyse et Histogenèse de l'intestin moyen, pupe âgée de Chironomus (coupe tangentielle).* — *ci*, cellules imaginales; *cl*, cellules larvaires.

Fig. 51. — *Coupe transversale de l'intestin moyen (pupe du Gastrophilus)*, G. 330.

PLANCHE IV

Fig. 52. — *Histolyse de la glande salivaire chez une pupe du Chironomus.* — *vv*, vacuoles, remplies de graisse; *a*, cellule glandulaire présentant une grande vacuole centrale; *nn'n''*, différents états de dégénérescence des noyaux, G. 330.

Fig. 53. — *Histolyse de la glande salivaire chez une pupe du Gastrophilus.* — S, cellule glandulaire vacuolisée; *n*, son noyau; *t*, travées protoplasmiques; *c*, sphérule; *ph*, phagocytes, G. 1200.

Fig. 54. — *Portion antérieure du vaisseau dorsal (pupe de vingt jours du Gastrophilus).* — *nn*, nombreux petits noyaux de la paroi, G. 380.

Fig. 55. — *Cellule trachéenne (jeune larve du Gastrophilus)*, G. 700.

Fig. 56, 57, 58. — *Histolyse des cellules trachéennes à différents stades.* — *ctr*, cellule trachéenne; *n*, son noyau; *tr*, capillaires trachéens; *ph*, phagocytes, G. 330.

Fig. 59. — *Région postérieure de la larve de la Psychoda.* — *ltr*, deux gros troncs trachéens; *h*, houppe trachéenne en arrière du cœur; *br*, branchies anales avec leurs trachées, *tr*; *s*, siphon.

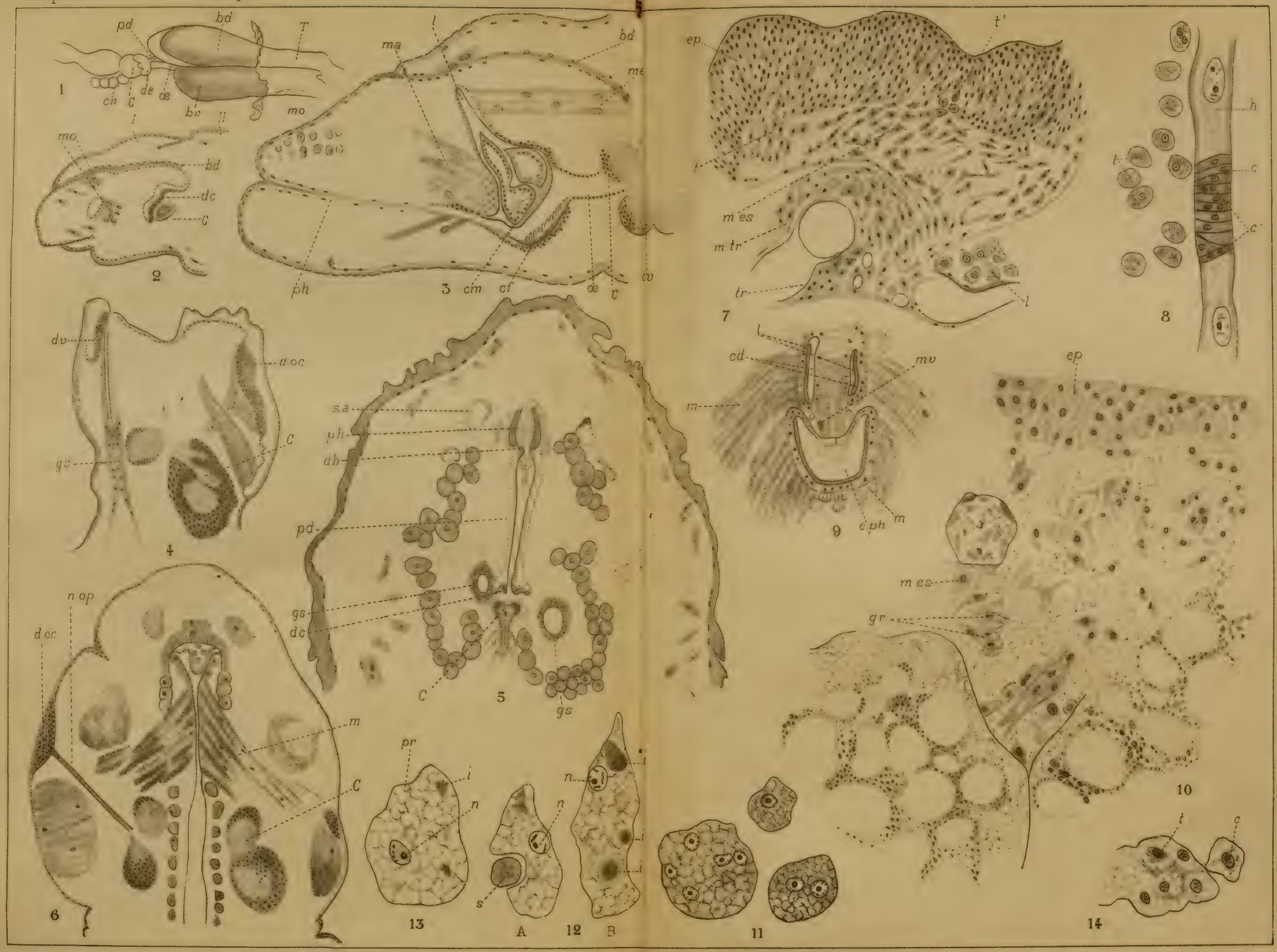
Fig. 60. — *Région postérieure de la jeune larve du Culex.* — Notation de la figure précédente.

Fig. 61. — *Formation des capillaires trachéens (pupe âgée du Gastrophilus).* — *cc*, cellules avec trachée intracellulaire; *tr*, trachée en voie de formation; *l*, leucocyte, G. 600.

Fig. 62. — *Histolyse des troncs trachéens (pupe de quinze jours du Gastrophilus).*

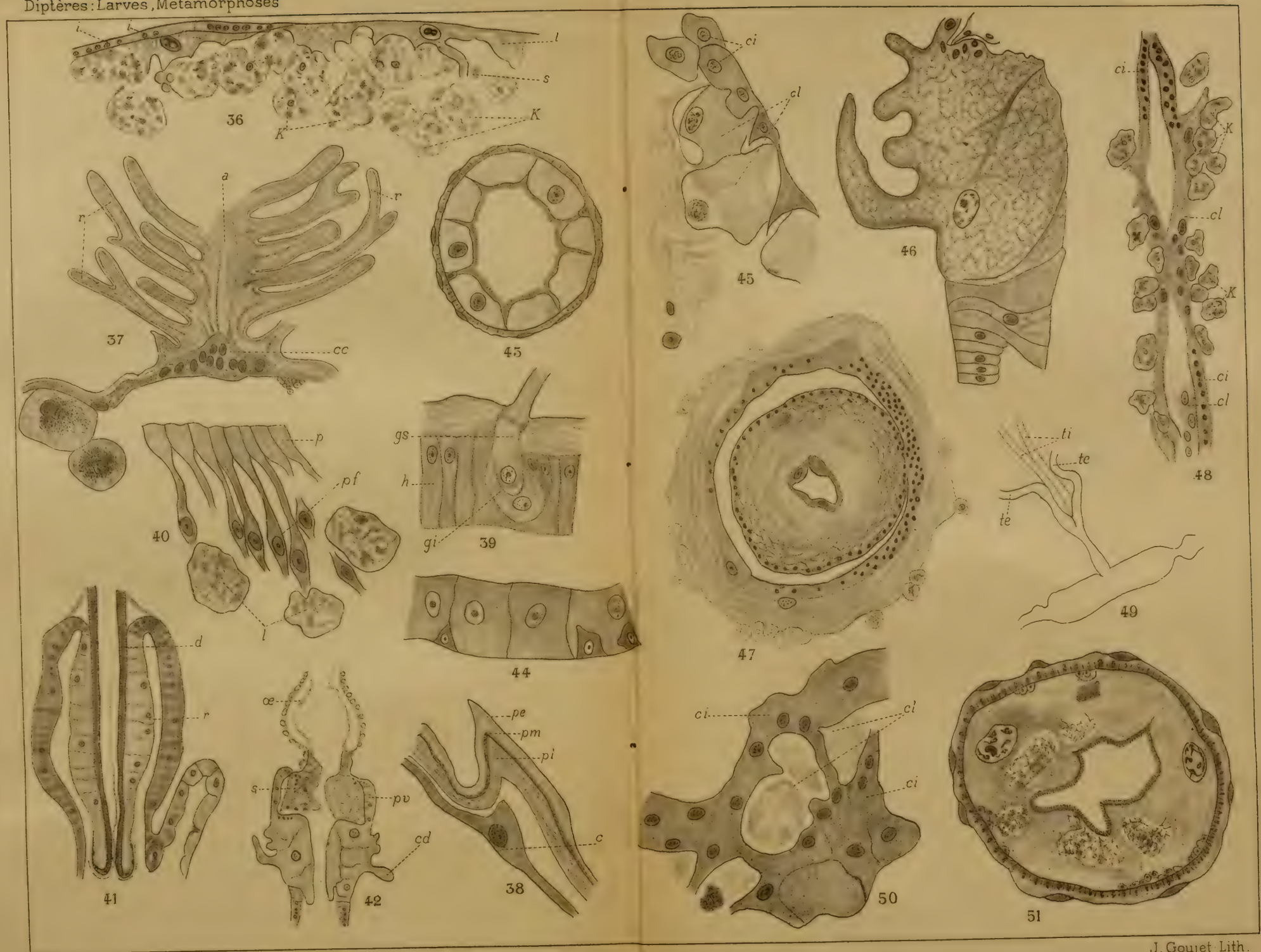
Fig. 63. — *Œuf du Gastrophilus equi en coupe dans le corps de la femelle.* — *cc*, crochets; *pm*, papilles micropylaires; *ch*, chorion; *mv*, membrane vitelline; *tr*, trabécules réunissant le chorion à la membrane vitelline dans la région micropylaire, G. 225.

Fig. 64. — *Papilles micropylaires de l'œuf précédent.* — *pm*, papilles; *ch*, chorion; *mv*, membrane vitelline; *cl*, canalicules; *tr*, trabécules.


1
pd
bd
T
ch
C
de
œ
bv
mo
I
II
2
mo
bd
dc
C
3
ma
l
bd
me
ph
cm
cf
œ
C
cv
4
dv
doc
C
gs
5
sa
ph
dh
pd
gs
dc
C
gs
6
n op
doc
m
C
7
ep
t'
t
m es
m tr
tr
l
8
h
t
c
c'
9
l
cd
mv
m
c.ph
m
10
ep
m es
gr
11
12
A
B
n
i
s
13
pr
i
n
14
t
c

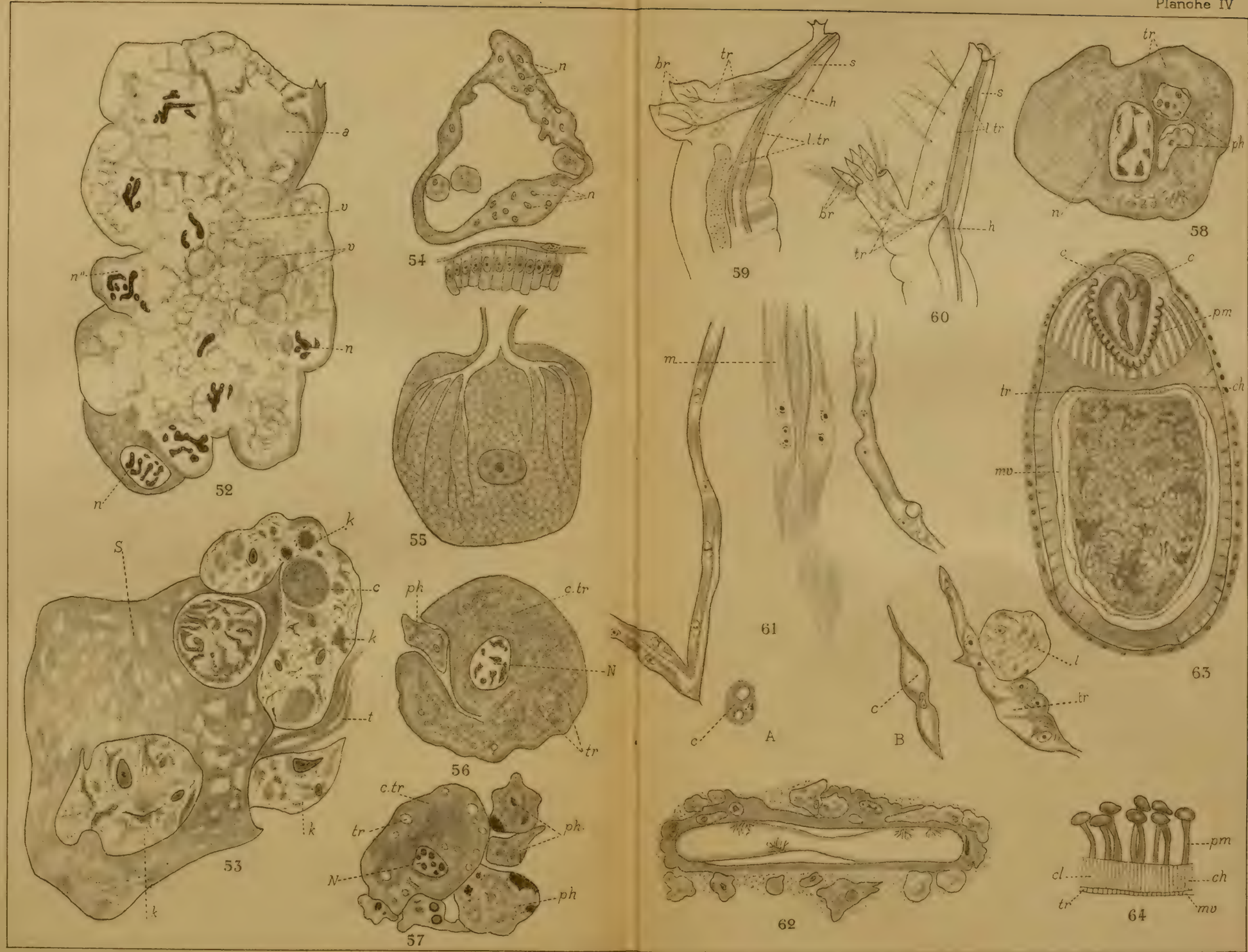
C.Vaney del

J.Goujet Lith



C. Vaney del.

J. Goujet Lith.



C. Vaney del.

J. Goujet Lith

TABLE DES MATIÈRES

Introduction 1

Généralités sur les larves de Diptères et leurs différents modes de pupation 5

Disques imaginaux 17

Origine des disques imaginaux 22

Région céphalique 23

— thoracique 29

— abdominale. 30

Origine des disques 30

Structure des disques 30

Leucocytes et Körnchenkugeln 36

Tissu adipeux. 41

Son étude durant la nymphose. 41

Histolyse. 41

Histogenèse. 53

Hypoderme. 58

Particularités de l'hypoderme larvaire. 58

Histolyse et histogenèse de l'hypoderme. 60

Particularités de l'hypoderme imaginal 64

Tissu musculaire. 66

Particularités du tissu musculaire larvaire 66

Etude du tissu musculaire durant la nymphose. 68

Histolyse 68

Histogenèse. 77

Tube digestif 84

Son étude chez les larves des Diptères 84

Intestin antérieur 85

Intestin moyen 91

Intestin postérieur 92

Etude du tube digestif durant la nymphose 94

Anneaux imaginaux 94

Anneaux imaginaux antérieurs 96

Cellules imaginales de l'intestin moyen 97

Anneaux postérieurs imaginaux. 98

Histolyse et histogenèse du tube digestif 99
Epithélium 99
Région antérieure 99
Proventricule. 101
Région moyenne 101
Région postérieure 103
Musculature. 104
Glandes salivaires 107
Leur étude chez les larves. 107
Histolyse des glandes salivaires. 109
Tubes de Malpighi 117
Leur étude chez les larves 117
Etude des tubes de Malpighi durant la nymphose 120
Appareil respiratoire 122
Cellules trachéennes de la larve du Gastrophilus 122
Etude de l'appareil respiratoire durant la nymphose 127
Histolyse des troncs trachéens 127
Histolyse des cellules trachéennes 131
Histogenèse. 133
Relations entre l'appareil trachéen et le cœur chez quelques larves de Diptères 138
Cœur 141
Son étude durant la nymphose 141
Cellules péricardiques et anneau. 143
Leur étude devant la nymphose 143
Œnocytes 145
Leur étude durant la nymphose. 145
Organes génitaux 147
Leur étude durant la nymphose 147
Système nerveux et organe des sens 151
La Phagocytose durant les métamorphoses. 152
La spécificité des feuillets durant la métamorphose des Diptères . 162
Index bibliographique 165
Explication des planches 173
Planche I. 173
Planche II 174
Planche III 175
Planche IV 176

Lyon. — Imp. A. REY, 4, rue Gentil. — 28352.

Sur la représentation des courbes gauches algébriques, par L. AUTONNE, ingénieur des Ponts et Chaussées, maître de conférences à la Faculté des Sciences *(Fasc. 20)* 3 fr.

Sur le résidu électrique des condensateurs, par L. HOULLEVIGUE, maître de confér. à la Faculté des Sciences *(Fasc. 32)*. 3 fr.

Synthèse d'aldéhydes et d'acétones dans la série du naphtalène au moyen du chlorure d'aluminium, par L. ROUSSET, docteur ès sciences, chef des trav. de chimie génér. à la Faculté des Sciences *(Fasc. 30)* 3 fr.

Recherches expérimentales sur quelques actinomètres électro-chimiques, par H. RIGOLLOT, docteur ès sciences, chef des travaux de physique à la Faculté des Sciences *(Fasc. 29)*. . . . . 5 fr.

Librairie J.-B. BAILLIÈRE et Fils, 19, rue Hautefeuille.

Recherches anatomiques et expérimentales sur la métamorphose des Amphibiens anoures, par E. BATAILLON, professeur à la Faculté des Sciences de l'Université de Dijon. avec 6 pl. hors texte *(Fasc. 2)* 4 fr.

Anatomie et Physiologie comparées de la Pholade dactyle. Structure, locomotion, tact, olfaction, gustation, action dermatoptique, photogénie, avec une théorie générale des sensations, par le Dr Raphaël DUBOIS, professeur à la Faculté des Sciences, 68 fig. dans le texte et 15 pl. hors texte *(Fasc. 3)* . . . . . 18 fr.

Sur le pneumogastrique des oiseaux, par E. COUVREUR, docteur ès sciences, chef des travaux de physiologie à la Faculté des Sciences, avec 3 planches hors texte et 40 figur. dans le texte *(Fasc. 4)* 4 fr.

Recherches sur la valeur morphologique des appendices superstaminaux de la fleur des Aristoloches, par Mlle A. MAYOUX, élève de la Faculté des Sciences, avec 3 planches hors texte *(Fasc. 5)*. . . . . 4 fr.

Etude stratigraphique sur le Jurassique inférieur du Jura méridional, par Attale RICHE, docteur ès sciences, chef des travaux de géologie, 2 pl. hors texte *(Fasc. 10)* 12 fr.

Etude expérimentale sur les propriétés attribuées à la tuberculine de M. Koch, faite au laboratoire de médecine expérimentale et comparée de la Faculté de Médecine, par M. le professeur ARLOING, M. le Dr RODET, agrégé, et M. le Dr COURMONT, agrégé, avec 4 planches en couleurs *(Fasc. 11)* . . . . . 10 fr.

Histologie comparée des Ebénacées dans ses rapports avec la Morphologie et l'histoire généalogique de ces plantes, par Paul PARMENTIER, professeur de l'Université, avec 4 planch. hors texte *(Fasc. 12)* 4 fr.

Recherches sur la production et la localisation du Tanin chez les fruits comestibles fournis par la famille des Pomacées, par Mlle A. MAYOUX, élève de la Faculté des Sciences, 2 pl. hors texte *(Fasc. 13)* 3 fr.

Etude sur le Bilharzia hæmatobia et la Bilharziose, par M. LORTET, doyen de la Faculté de médecine, et M. VIALLETON, professeur à la Faculté de médecine de l'Université de Montpellier, 8 pl. hors texte et 8 figures dans le texte. *(Fasc. 16)*. 10 fr.

La Botanique à Lyon avant la Révolution et l'histoire du Jardin botanique municipal de cette ville, par M. GÉRARD, professeur à la Faculté des Sciences, avec 9 fig. dans le texte et 1 pl. hors texte *(Fasc. 23)* 3 fr. 50

Physiologie comparée de la Marmotte, par le Dr Raphaël DUBOIS, professeur à la Faculté des Sciences, avec 119 fig. et 125 planches hors texte *(Fasc. 25)* . 15 fr.

Etudes sur les terrains tertiaires du Dauphiné, de la Savoie, et de la Suisse occidentale, par H. DOUXAMI, docteur ès sciences, professeur au Lycée de Lyon. 1 vol. in-8° avec 6 planches hors texte et 31 figures *(Fasc. 27)* . . . . . 6 fr.

Recherches physiologiques sur l'appareil respiratoire des oiseaux, par J.-M. SOUM, docteur ès sciences, professeur au Lycée de Bordeaux. 1 vol. in-8° avec 40 figures dans le texte *(Fasc. 28)* . . . 3 fr. 50

Résultats scientifiques de la campagne du « Caudan » dans le golfe de Gascogne (août-septembre 1895), par R. KŒHLER, professeur de zoologie à la Faculté des Sciences *(Fasc. 26)*

Fascicule I. 1 vol. in-8° avec 6 pl. . 6 fr.
Fascicule II. 1 vol. in-8° avec 11 pl. 6 fr.
Fascicule III. 1 vol. in-8° avec 21 pl. 20 fr

Anatomie pathologique du système lymphatique dans la sphère des néoplasmes malins, par le Dr C. REGAUD, chef des travaux, et le Dr F. BARJON, préparateur d'anatomie générale et d'histologie à la Faculté de médecine (Mémoire couronné par l'Académie de médecine), avec 4 pl. hors texte *(Fasc. 34)* . . . . . 5 fr.

Recherches stratigraphiques et paléontologiques dans le Bas-Languedoc, par Frédéric ROMAN, docteur ès sciences, préparateur de géologie à la Faculté, avec 40 figures dans le texte et 9 planches hors texte *(Fasc. 31)* . . . . . 8 fr.

Étude du champ électrique de l'Atmosphère, par Georges LE CADET, docteur ès sciences, assistant à l'Observatoire de Lyon, 3 fig. et 10 pl. dans le texte *(Fasc. 35)* 6 fr

Les formes Epitoques et l'Évolution des Cirratuliens, par Maurice CAULLERY, maître de confér. à la Faculté des Sciences et Félix MESNIL, chef de Labor. à l'Instit. Pasteur, 6 pl. hors texte *(Fasc. 39)* 7 fr. 50

NOUVELLE SÉRIE

I. — *SCIENCES, MÉDECINE*

Monographie de la Faune lacustre de l'Eocène moyen, par Frédéric ROMAN, docteur ès sciences, préparateur de géologie à l'Université de Lyon. avec 3 figures et 3 planches hors texte (Lyon, A. Rey, éditeur. — Paris. J. B. Baillière et fils) *(Fascicule Premier)*. . . . . 5 fr.

De la constitution des alcaloïdes végétaux, par X. CAUSSE, docteur ès sciences, chef des Travaux de Chimie organique à la Faculté de Médecine de l'Université de Lyon (Lyon, A. Rey, éditeur. — Paris, Gauthier-Villars) *(Fasc. 2)* . . . 3 fr.

Etudes sur le Polymorphisme des Champignons, influence du milieu, par Jean BEAUVERIE, docteur ès sciences, préparateur de botanique à la Faculté des Sciences de Lyon, avec 75 gravures dans le texte (Lyon, A. Rey, éditeur. — Paris, J.-B. Baillière et fils) *(Fasc. 3)*. . 7 fr. 50.

PALÉONTOLOGIE HUMAINE. — **L'Homme quaternaire dans le Bassin du Rhône.** — *Etude géologique et anthropologique*, par Ernest CHANTRE, docteur ès sciences, sous-directeur du Muséum, avec 74 figures dans le texte (Lyon, A. Rey, éditeur. — Paris, J.-B. Baillière et fils) *(Fasc. 4)* . 6 fr.

Etude sur les occultations d'amas d'étoiles par la lune, avec un catalogue normal des pléiades, par Joanny LAGRULA, docteur ès sciences, préparateur d'astronomie à la Faculté des Sciences de Lyon (Lyon, A. Rey, éditeur. — Paris, Gauthier-Villars) *(Fasc. 5)* . . . . . 5 fr.

Sur les combinaisons organomagnésiennes mixtes et leur application à des synthèses d'acides, d'alcools et d'hydrocarbures, par Victor GRIGNARD, docteur ès sciences (Lyon, A. Rey, éditeur. — Paris, Gauthier-Villars) *(Fasc. 6)*. . . . . 3 fr. 50.

Etude géologique et paléontologique du Carbonifère inférieur du Mâconnais, par A. VAFFIER, docteur en médecine et docteur ès sciences, avec 11 figures et 12 planches hors texte (Lyon, A. Rey, éditeur. — Paris, J.-B. Baillière et fils) *(Fasc. 7)*. . 8 fr.

Contributions à l'Embryologie des Nématodes, par A. CONTE, docteur ès sciences, préparateur de Zoologie à l'Université de Lyon (Lyon, A. Rey, éditeur. — Paris, J.-B. Baillière et fils) *(Fasc. 8)* . . 5 fr.

Contributions à l'étude des larves et des métamorphoses des diptères, par C. VANEY, docteur ès sciences, agrégé des sciences naturelles, chef des travaux de Zoologie à l'Université de Lyon (Lyon, A. Rey, éditeur. — Paris, J.-B. Baillière et fils) *(Fasc. 9)* . . . . . 6 fr.

II. — *DROIT, LETTRES*

La Question des Dix Villes impériales d'Alsace, depuis la paix de Westphalie jusqu'aux arrêts de « Réunions » du Conseil souverain de Brisach (1648-1680), par Georges BARDOT, docteur ès lettres, professeur au Lycée et chargé de conférences à l'Université de Grenoble (Lyon, A. Rey, éditeur. — Paris, Alphonse Picard et fils). *(Fascicule Premier)*. . . . 7 fr. 50

La Représentation des Intérêts dans les Corps élus, par Charles FRANÇOIS, docteur en droit (Lyon, A. Rey, éditeur. — Paris, Arthur Rousseau). *(Fasc. 2)* . . 8 fr.

Recherches sur l'Origine de l'Idée de Dieu, d'après le Rig-Véda, par A. GUÉRINOT, docteur ès lettres (Lyon, A. Rey, éditeur. — Paris, Ernest Leroux). *(Fasc. 3)* 7 fr. 50

Onomasticon Taciteum, par Ph. FABIA, professeur de Philologie classique à la Faculté des Lettres de l'Université de Lyon (Lyon, A. Rey, éditeur. — Paris, A. Fontemoing.) *(Fasc. 4)*. . . . . 15 fr.

EZÉCHIEL SPANHEIM. — **Relation de la Cour de France en 1690**, *nouvelle édition*, établie sur les manuscrits originaux de Berlin, accompagnée d'un commentaire critique, de fac-similés, et suivie de la *Relation de la Cour d'Angleterre en 1704*, par le même auteur, publié avec un index analytique par Emile BOURGEOIS, maître de conférences à l'Ecole Normale supérieure, professeur à l'Ecole libre des sciences politiques (Lyon, A. Rey, éditeur. — Paris, A. Picard et fils). *(Fasc. 5)* 10 fr.

L' « **Agamemnon** » **d'Eschyle**, texte, traduction et commentaires, par Paul REGNAUD, professeur à l'Université de Lyon (Lyon, A. Rey, éditeur. — Paris, A. Fontemoing). *(Fasc. 6)* . . . . . 6 fr.

Histoire de l'Enseignement secondaire dans le Rhône de 1789 à 1900, par CHABOT, professeur de science de l'éducation à l'Université de Lyon, et S. CHARLÉTY, maître de Conférences à la Faculté des Lettres de l'Université de Lyon (Lyon, A. Rey, éditeur. — Paris, A. Picard et fils). *(Fasc. 7)* . . . . . 6 fr.

Notes critiques sur quelques Traductions allemandes de poèmes français au moyen âge, par J. FIRMERY, professeur de Littérature étrangère à l'Université de Lyon (Lyon, A. Rey, éditeur. — Paris, A. Fontemoing). *(Fasc. 8)* . . . . 5 fr.

Lyon. — Imprimerie A. REY, , rue Gentil. — 28352

3 2044 062 534 870

DUE AUG 10 '38